Nicht f. d. Austausch

Untersuchungen an Tegument und Epidermis bei Diplopoden

(Mit Beiträgen zu Sehorganen und Hautdrüsen)

Mit 52 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Elisabeth Langner
aus Berlin

Tag der Promotion: 1. Dezember 1937
Tag der mündlichen Prüfung: 23. Juni 1937

1937

N 77

Untersuchungen an Tegument und Epidermis bei Diplopoden

(Mit Beiträgen zu Sehorganen und Hautdrüsen)

Mit 52 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Elisabeth Langner
aus Berlin

Tag der Promotion: 1. Dezember 1937
Tag der mündlichen Prüfung: 23. Juni 1937

1937

Referenten: Prof. Dr. R. Hesse
Prof. Dr. C. Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 63. Abt. f. Anatomie. 1937.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin-Frohnau.
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 483
II. Material und Methoden 485
III. Das Tegument 486
Die Tergite 488
Die Gelenk- und Zwischenhäute 500
Die Linsen und Sehzellen 508
IV. Die Hautdrüsen 524
Bau 524
Funktion 534
V. Zusammenfassung 537
VI. Literaturverzeichnis 540

I. Einleitung.

Für die Anregung zu einem ursprünglichen Thema, die Sehorgane der Tausendfüßer histologisch zu untersuchen, bin ich Herrn Prof. Dr. R. Hesse zu herzlichstem Dank verpflichtet.

Zur Durchführung dieser Aufgabe hielt ich es für wichtig, die Chitinstrukturen im Tegument zu berücksichtigen; Linse und an-

grenzendes Chitin zeigen nämlich eine auffallende Verschiedenheit. Von Interesse schien auch die Frage, auf welche Weise sich die Linse nach Häutungen neu bildet, und schließlich nach der Häutung des Ocellkomplexes überhaupt; denn die einzelnen Linsen bieten der Häutung durch ihre außerordentliche Länge an sich schon Schwierigkeiten, die noch durch drei Umstände verstärkt werden: die Verkalkung der Linse; durch die Stellung der Gesamtheit der Linsen (diese divergieren bei vielen Arten um ca. 125°); und durch die Tatsache, daß bei Diplopoden das Tegument nicht in einer präformierten medianen Rückennaht platzt – es reißt quer zwischen Kopf und Collum, das Tier muß also den Kopf mit den tiefeinschneidenden Linsenkegeln aus der intakten Hülle herausziehen.

Über den histologischen Aufbau liegen bis jetzt noch keine genauen Untersuchungen vor. Gelegentlich anderer Untersuchungen wurde auch das Tegument kurz beschrieben[1]). Die Angaben gehen bis zur Feststellung horizontaler Lamellen, die nach außen von einer „rein chitinigen Haut" abgegrenzt werden. Die dunklen Lagen zwischen den Lamellen werden von Fuhrmann 1922 für ein „Bindemittel" gehalten, das nach seiner Feststellung den Zwischenhäuten zu fehlen scheint. In senkrechter Richtung wird das Tegument von Kanälen verschiedener Weite durchzogen, die Silvestri 1903 „pori canali" und „canalicoli" nennt. Er hat, wie sich aus einer Zeichnung tab. 2, fig. 21 ergibt, nicht nur einen größenordnungsmäßigen Unterschied gesehen, sondern er läßt einfache Fortsätze der Epidermiszellen in die canalicoli hineingehen, ohne dem Bedeutung beizumessen.

Verhoeff (1910—14) spricht allgemein von „Porenkanälen", während Fuhrmann 1922 darauf hinweist, daß die Bezeichnung „Porenkanäle" nicht für alle vertikal verlaufenden Elemente angewandt werden kann; er nennt in seiner Arbeit nur die zu Anhangsgebilden führenden Kanäle „Porenkanäle" und bezeichnet die feinsten als „strukturelle Eigentümlichkeit des Chitins".

Die Unklarheit, die über die vertikalen Elemente herrscht, führte auch zu verschiedenen Meinungen über gewisse physiologische Erscheinungen, wie Hautatmung und Häutung. Verhoeff vertritt 1893 die Ansicht, daß die größeren Porenkanäle eine Hautatmung gewährleisteten, eine Anschauung, die auch Rossi (1902) hat. Silvestri sieht den Gasaustausch als nebensächlich an; das Tegument hat nach ihm hauptsächlich Skelettfunktion, und eine Hautatmung

1) Verhoeff hat Angaben über *Sphaeropoeus* gemacht, die später berücksichtigt werden.

hält er höchstens durch die „canalicoli“ für möglich. Verhoeff lehnt diese Meinung mit der Begründung ab, daß die Kanälchen zu klein seien und keine Zellausläufer in sie eintreten könnten; vor allem, daß zahllose Kanälchen die Epicuticula überhaupt nicht durchbohrten.

Hieraus ergibt sich die Notwendigkeit, Wesen und Funktion der „Kanäle“ und „Kanälchen“ zu untersuchen.

Die eingehendere Bearbeitung des Stoffes ließ die Uneinigkeit in der Terminologie erkennen, so daß schließlich eine Untersuchung der Gründe dafür nötig wurde.

II. Material und Methoden.

Zur Untersuchung der Augen habe ich zunächst einheimisches Material benutzt, das ich z. T. durch Herrn Dr. K. W. Verhoeff, Pasing, erhielt, z. T. in der Umgebung Berlins, in Oberstdorf und im Habichtswald bei Kassel sammelte. Es handelt sich um folgende Arten:

Cylindroiulus teutonicus Poc.; *Cylindroiulus meinerti* Verh.; *Cylindroiulus silvarum* Mein.; *Cylindroiulus nitidus* Verh.; *Cylindroiulus occultus* Koch; *Iulus scandinavius* Latz.; *Schizophyllum sabulosum* L.; *Leptophyllum nanum* Latz.; *Tachypodoiulus albipes* Koch; *Unciger foetidus* Koch; *Glomeris marginata* Vill.; *Glomeris hexasticha* Brandt; *Glomeris conspersa* Koch.

Dazu kamen:

Mastigophorophyllon saxonicum Verh. und *Leptoiulus proximus proximus* Nem., die mir Herr Dr. O. Schubart freundlicherweise bei Swinemünde sammelte. Außerdem hatte ich lebende *Pachyiulus flavipes* Latz. aus Positano zur Verfügung.

Die Untersuchung über den Aufbau des Teguments wurde mir erst möglich, als ich von Herrn Dr. O. Schubart eine Sendung lebender Vertreter der *Spiroboloidea* aus Brasilien (Recife) und von Herrn Dr. R. F. Lawrence, Kapstadt, lebende *Sphaerotherium ancillare* Att. und *Talomorpha hilaris* erhielt.

An dieser Stelle möchte ich den Herren Dr. Verhoeff, Dr. Schubart und Dr. Lawrence besonders danken, da mir durch ihre Freundlichkeit das hauptsächliche Untersuchungsmaterial zugänglich wurde.

Mit Ausnahme der Spiroboloidea, die ich nach Ankunft sofort in Carnoy und Sublimat-Eisessig fixierte, wurden die Tiere eine Zeitlang am Leben gehalten, um einerseits immer frisches Material für Pigment oder Fettuntersuchungen usw. zu haben, andererseits um Larven und Häutungsstadien zu gewinnen. Bei den südafrikanischen Tieren gelang das nicht. Unter den aus Italien stammenden *Pachyiulus* hatte ich einen Häutungsfall, einen weiteren unter den einheimischen *Tachypodoiulus albipes*.

Bei Diplopoden ist es sehr schwierig, häutende Tiere zu beschaffen (vgl. hierzu Bronn, Dipl. I u. II. p. 116—120, 215, 1006—1015, 1350—1365); denn die Tiere legen sich, da sie während der Häutung sehr gefährdet sind, sogenannte Häutungskämmerchen in der Erde und anderen Stellen an, in denen sich die Phasen der Häutung vollziehen. Die gesamte Häutungsperiode dauert bei *Polydesmus monticolus* ungefähr $2^1/_2$ Wochen (Verhoeff). Man muß also häufig die Erde des Behälters vorsichtig durchsuchen, um etwaige Häutungen zu finden. Die wenigen Tiere, die ich dadurch in der Vorbereitung zur Häutung angetroffen und in verdunkelte Petrischalen mit feuchtem Fließpapier gebracht hatte, gingen ein. Möglicherweise handelte es sich auch um Kranke, da als einziges ein merkwürdiger Gewebeschwund in der Leibeshöhle festgestellt werden konnte. Nach guter Fütterung, der eine Hungerperiode vorausgeht, besteht Aussicht auf Häutung.

Zur Fixierung des Materials wurde überwiegend das Carnoysche Gemisch benutzt. Für die cytologischen Untersuchungen der Sehzellen und Drüsen leistete

Sublimat-Eisessig entschieden die besten Dienste. Die Bouinsche Flüssigkeit in einer modifizierten Methode (vgl. Hardenberg, 1928, p. 511) bewährte sich für Übersichtsbilder. Die günstigste Fixierungszeit der kleinen Objekte betrug für Carnoy 1 Stunde. Für Fixierung mit Susa erwies sich die Zeit als zu lang. Die Einbettung erfolgte über Methylbenzoat (3 Stufen), Methylbenzoat-Celloidin in Paraffin von 65° Schmelzpunkt. Das harte Paraffin war solchem von niederem Schmelzpunkt durchaus vorzuziehen, da es der Objekthärte besser entsprach und sich daher weniger zusammenschob. Es ließ Schnitte von 2—3 μ zu; die brauchbarste Schnittdicke waren 5 μ Im Paraffin blieben die Objekte, falls sie nicht in Diaphanol erweicht waren, mindestens 8 Tage ohne Schaden. Wenn Diaphanol benutzt wurde, kamen die Objekte, bei denen es auf gleichzeitige Erhaltung der Chitin- sowie Gewebestrukturen ankam, nur 15—20 Minuten hinein, wobei das schwarze Pigment nur gebräunt wurde. In den meisten Fällen ließ sich das Chitin nach der kurzen Behandlung schon gut schneiden Für cytologische Untersuchungen ist das Arbeiten mit Diaphanol Glückssache, d. h. hängt vom Objekt ab; am gleichen Material ergaben sich unter denselben Bedingungen verschiedene Resultate. Für Chitinuntersuchungen eignete sich natürlich ein langer Aufenthalt bis zur Durchsichtigkeit im Diaphanol am besten.

Die Objekte wurden nach Möglichkeit von der weichen, nichtchitinigen Seite geschnitten, weil so bei schlechter Schneidbarkeit des Chitins wenigstens die Gewebe gerettet wurden. Das nicht mit Diaphanol bearbeitete Material mußte vor dem Färben mit Hennings' Gemisch entpigmentiert werden (vgl. Hennings, 1900, p. 326 bis 327). Ein mehrtägiger Aufenthalt in dieser Flüssigkeit schadete nichts; bei zu kurzem erfolgte wieder nachträglich eine Verdunkelung des Pigments.

Das Abschwimmen der Chitinteile vom Objektträger während der tagelangen Prozeduren konnte nur durch Überzug mit einer 0,5%igen Lösung von Celloidin in Alkoholäther verhindert werden. Die Objektträger wurden nach Xylol, Alk. abs. einmal schnell in die Lösung getaucht (nicht wie Romeis angibt, 3—5 Minuten), auf Fließpapier abgetropft und sofort für 15 Minuten in 65%igen Alkohol zur Härtung gebracht.

Zur Färbung der Gewebe waren Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Delafields Hämatoxylin und Eosin geeignet, zur Färbung des Chitins Mallory und Kongorot.

Die Drüsen wurden nicht mit spezifischen Mitteln fixiert, sondern an den anderen Präparaten mituntersucht. Drüsenfärbungen auf Kern und Inhalt wurden mit Gentianaviolett, Toluidinblau, Mucikarmin ausgeführt. An frischem Material mit den fettfärbenden Mitteln Sudan III und Nilblausulfat und schließlich noch mit Magentarot — Pikroindigokarmin. Die Einbettung erfolgte für diesen Zweck in Gelatine nach der Methode von Heringa und ten Berge, das Schneiden mit dem Gefriermikrotom.

Für die elektive Färbung der Neurofibrillen der Sehzellen wurden folgende Methoden ohne Erfolg versucht: Rasche Methode von Golgi; Golgi-Cajal; langsame Methode von Golgi; Modifikation der Golgi-Methode von Kopsch; Apathys Methode der Nachvergoldung; supravitale Methylenblaufärbung nach P. Ehrlich.

Der chemische Nachweis des Chitins wurde durch die Chlorzinkjodprobe nach P. Schulze erbracht.

Bei der polarisationsoptischen Untersuchung wurde die wirksame Indexellipse mit Hilfe einer Gipsplatte Rot I bestimmt und die Indikatrix durch Kombination von Befunden verschiedener, geeignet orientierter Schnitte.

III. Das Tegument.

Unter Tegument soll in dieser Arbeit nur das Abscheidungsprodukt der Epidermis (Matrix) verstanden werden; dazu gehören (vgl. Abb. 1) als waagerechte Schichten: Epicuticula (Epc), Exocuticula (Ex), Endocuticula (End) mit Plattenschicht (P) und Balkenschicht (Ba), sowie die senkrecht dazu verlaufenden Vertikalfasern (V)

und Drüsenkanäle (DrK). Da die beiden senkrechten Elemente in dauerndem Zusammenhang mit der Epidermis bleiben, ist eine Unterteilung in „Tegument“ und „Matrix“ zwar etwas gewaltsam, aber aus methodischen Gründen angebracht.

Für den Einblick in den feineren Aufbau eigneten sich die beiden größeren Formen: das südafrikanische *Sphaerotherium ancillare*, ein Vertreter der Ordnung Oniscomorpha, und ein Angehöriger der Spiroboloidea der Ordnung Iuliformia (Att., 1926). Da dieser bis jetzt nicht bestimmt werden konnte, soll er im Verlauf der Arbeit der Kürze halber als „*Spirob.* spec.“ geführt werden.

Mit den beiden Formen sind zwei Typen herausgestellt. Der Typ *Sphaerotherium* kommt unter meinem Untersuchungsmaterial nur einmal vor (vgl. S. 500), während die näher untersuchten *Tachypodoiulus albipes* und *Schizophyllum sab.* dem Typ *Spirob.* spec. folgen.

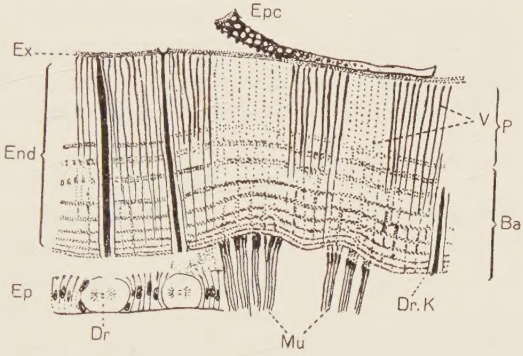

Abb. 1.
Spirob. spec. Tegument im Querschnitt.

Der Aufbau der horizontalen Lagen weist bei *Sphaerotherium* einfachere Verhältnisse auf, von denen aus die von *Spirob.* spec. leicht zu verstehen sind. In der vertikalen Ausbildung des Teguments liegen dagegen die Dinge bei *Spirob.* spec. übersichtlicher; sie weisen durch Übergänge auf den Bauplan von *Sphaerotherium* hin. Das Material vom Typus *Spirob.* spec. war reichhaltiger, so daß sich gerade hier Wesentliches klären ließ. Ehe jedoch mit der Beschreibung von *Spirob.* spec. begonnen wird, muß deshalb des nötigen Verständnisses wegen der Chitinbau dieser Form in einem Vergleich mit den klareren Verhältnissen bei *Sphaerotherium* kurz vorweg besprochen werden.

Der Vergleich wird an den mittleren Schichten der Tergite durchgeführt. Abgesehen von der gröberen Struktur bei *Sphaerotherium* machen sich im Querschnitt keine prinzipiellen Unterschiede geltend. Bei allen Formen treten horizontale Bänder auf; in der Regel wechselt immer ein dunkles mit einem doppelt so breiten

hellen Band ab (Abb. 1). Senkrecht dazu ziehen sich mehr oder weniger starke Elemente von der Epidermis bis zur äußersten Schicht. Erst der Flächenschnitt zeigt den grundlegenden Unterschied: bei *Sphaerotherium* erstrecken sich derbe parallele Balken durch das Gesichtsfeld (Abb. 16). In einer etwas tieferen Ebene liegen ebenfalls parallele Balken, die jedoch zur ersten in einem Winkel von 60° orientiert sind. Meist ist noch eine dritte Ebene deutlich, in der sich das gleiche Bild nochmals um 60° gedreht zeigt. Das Chitin scheidet sich also in dieser Schnitthöhe nicht in zusammenhängenden horizontalen Platten ab, sondern in Strängen oder Balken, die zu beiden Seiten der Wand benachbarter Zellen entstehen. Dabei lagern die Zellen während einer Abscheidungsperiode die Balken in Pfeilrichtung 1 (Abb. 2) ab, in der nächsten Periode in Richtung 2, und so fort bis in der vierten die Balken wieder parallel zur ersten Richtung liegen.

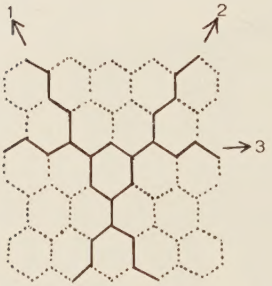

Abb. 2. *Sphaerotherium ancillare*. Schema der Balkenbildung. Die Zickzacklinie der Zellwände wird verwischt, so daß die fertigen Balken gestreckt verlaufen.

Wichtig ist, daß das Chitin hier zellwandständig auftritt, während das Zellinnere von Chitin frei bleibt.

Auch bei *Spirob.* spec. zeigen die Mittellagen ein sehr feines Balkenwerk, und auch hier ist der dreimalige Wechsel in der Verlaufsrichtung der Balken deutlich. Man erkennt aber nichts mehr von der ehemaligen Zellgrenze. Das Chitin wird nicht wandständig abgeschieden, sondern es durchzieht in feinen Bälkchen die Zellfläche oder genauer den Bezirk, der einer Epidermiszelle entspricht. Dennoch läßt sich an dem regelmäßigen Wechsel eine Beziehung, vielleicht eine Einwirkung der Epidermiszellgrenze wahrnehmen, indem die Balken parallel zu ihr verlaufen.

Bei *Sphaerotherium* liegt also der Inhalt einer ganzen Zelle zwischen den Balkenlagen, — bei *Spirob.* spec. liegen kleine Teilstücke der Zelle zwischen ihnen.

Die Tergite.

Spirob. spec. Den besten Überblick gewinnt man an Flächenschnitten. Die Tergite wurden als die größten glatten Flächen zum Ausgangspunkt der Untersuchung gemacht, und von hier aus die Modifikationen des übrigen Teguments zu erklären versucht.

Gelingt es, einen Teil der sehr dünnen Epicuticula von der Fläche her zu schneiden, so stellt sie sich als strukturloses, durchsichtiges Häutchen dar. Isoliert man sie durch konzentrierte 37 $_0^{/0}$ige Salzsäure, die alle übrigen Teile des Teguments auflöst, so zeigt sie an der Innenfläche kleine Vertiefungen (Vt), um die kleine Zäpfchen (Z) herum stehen (Abb. 3 a). In der Aufsicht machen sich diese Vertiefungen, indem sie dünner sind, als helle Punkte bemerkbar. Die natürliche Farbe der Epicuticula ist hellgelb bis gelbbraun. Im Querschnitt erkennt man sie als stark lichtbrechend; in schräggeführten Schnitten, die ein wenig Aufsicht zulassen (Abb. 3 b), sieht man eine deutliche Parallelstreifung der Oberfläche. Da bei Insekten die Grenzhaut nicht aus Chitin besteht, war anzunehmen, daß für Diplopoden das gleiche zutrifft. Durch die Chlorzinkjodprobe von P. Schulze bestätigte sich diese Annahme.

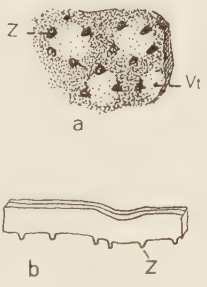

Abb. 3. *Sphaerotherium ancillare*. a Unterseite der isolierten Epicuticula; b Epicuticula im Querschnitt.

Unmittelbar an die Epicuticula schließt sich die Exocuticula (Ex) an, eine schmale Zone, die alle Farbstoffe begierig speichert. In der Aufsicht erscheint sie homogen, gelegentlich mit schwachen Abdrücken der Grenzen der Matrixzellen. Man erkennt in ihr in derselben dichten Anordnung wie in der Epicuticula gleichmäßig verteilte lichtbrechende Punkte. Über das Wesen dieser Punkte ließen sich an einem frischgehäuteten *Tachypodoiulus albipes* [1]) einige Feststellungen machen.

Der Querschnitt durch die Rumpfringe zeigt in der Vertikalen ein nahezu undifferenziertes Chitin. Die Horizontale dagegen wird durch dichtgedrängte Einschnitte unterbrochen, die sich nach der Epidermis zu trichterartig erweitern, distal schmäler werden und in der Schicht unter der Epicuticula mit einer kleinen Verdickung enden (Abb. 4). Im fertigen Tegument erscheinen die Verdickungen in die Epicuticula eingedrückt, und so entstehen die oben beschriebenen Vertiefungen, die in der Aufsicht „hellen Punkte". Räumlich

1) Das Tier lag in seinem Häutungskämmerchen mit noch vollkommen weichem Tegument. Die Exuvie war bereits zu $^1/_4$ verzehrt, woraus sich nach Verhoeffs Angaben im Bronn Diplop. I. p. 118 schließen läßt, daß es die Häutung seit ca. $1^1/_2$ bis 2 Tagen überstanden hatte. Das noch weiche Tegument deutet allerdings auf eine kürzere Zeit hin, da bei Iuliden das Hautskelett nach etwa 24 Stunden seine endgültige Härte erreicht haben soll. Jedenfalls war es noch äußerst dünn; die Epicuticula war ebenfalls feiner und weit weniger lichtbrechend als beim fertigen Tier.

gesehen sind es Röhrchen, deren Grenzwände stärker färbbar sind als das übrige Chitin. In diese Hohlräume ragen nun Fortsätze der Epidermiszellen hinein, die sich sofort nach dem Austritt aus der Zelle nicht mehr wie das Plasma färben, also schon mehr oder weniger verändert sind.

Zwischen den Zellfortsätzen findet die schichtenweise Ablagerung des Chitins statt, und zwar in den zuerst gebildeten Lagen meist annähernd konzentrisch um einen Fortsatz herum (Abb. 5). Das Tegument setzt sich hier also aus übereinanderliegenden Platten zusammen, die durch die Zellfortsätze siebartig durchlöchert werden. In den obersten Lagen ist noch kein Fibrillenverlauf zu erkennen. Die polarisationsoptische Methode zeigt aber, daß eine (vgl. S. 503/4) bestimmte Anordnung der Teilchen existiert, und zwar etwas überwiegend in einer Richtung (Abb. 6). In den tieferen Lagen herrscht eine ganz deutliche Zugrichtung im Chitin vor: die Zellfortsätze werden dadurch zusammengepreßt und ihre kreisrunden Querschnitte werden oval. Schließlich wird das Chitin nur noch in der Zugrichtung abgeschieden (Abb. 7), die mit einem Zellwandpaar parallel geht (vgl. S. 488), und damit hört die Bildung zusammenhängender Platten auf: die Schichten setzen sich jetzt aus parallelen Balken zusammen, die durch größere Zwischenräume getrennt sind (Abb. 16), aber in gewissen Abständen wieder anastomosieren.

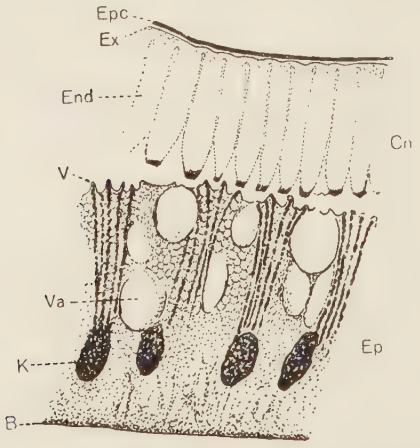

Abb. 4. *Tachypodoiulus albipes*. Tegument nach der Häutung im Aufbau begriffen. Die Vertikalfasern sind durch die Fixierung abgerissen: die abgerundeten Kuppen lassen darauf schließen, daß die lebenden Vertikalfasern unter Spannung stehen.

Auf eine Zellbreite im Querschnitt fallen 3—7 Fortsätze, auf den Zellinhalt also ungefähr 20. Diese Zahl stimmt mit der der durchscheinenden Punkte der Epicuticula überein.

Da sich bei einer Iulidenlarve genau dieselben Feststellungen machen ließen, kann es als gesichert gelten, daß die vorher bei *Spirob.* spec. besprochenen und übrigens bei allen untersuchten

Formen vorkommenden „lichtbrechenden Punkte" die Querschnitte der senkrechten Zellfortsätze sind. Bis auf eine feine Fibrille, die sich durch die Mitte hinzieht, bleiben sie ungefärbt und geben auf die Chlorzinkjodprobe keine Chitinreaktion. In den mit Pepsin behandelten Präparaten waren sie wie die Epidermis verdaut. Sie sind also noch plasmatischer Natur, befinden sich aber in einem anderen Zustand (lichtbrechend, ohne Wabenstruktur) wie etwa die Axopodien der Rhizopoden.

An dieser Stelle etwas zur Terminologie. Am Tegument der Krebse und Insekten sind früher senkrechte Elemente (die oben besprochenen Zellfortsätze) als „Porenkanälchen" beschrieben worden. W. Hass hat 1916 die Bezeichnung „Vertikalfaser" dafür eingeführt.

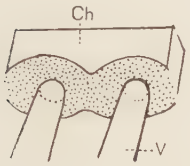

Abb. 5.

Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 5—7. Chitinbildung (Schema).

Dieser Name soll auch für die Diplopoden übernommen werden, weil damit die noch übliche größenordnungsmäßige Einteilung in Kanäle und Kanälchen durch eine entstehungsmäßige und funktionelle Unterscheidung ersetzt wird, die die „Kanäle" als Nerven- und Drüsenkanäle und die „Kanälchen" als vertikale Skelettstruktur kennzeichnet. Da die Verhältnisse bei den Diplopoden abweichend und anscheinend übersichtlicher liegen, und hier eine Beziehung zwischen „Vertikalfaser" und „Zwischensubstanz" (1913 von P. Schulze in die Insektenliteratur eingeführt) gefunden wurde, sollen die Begriffe, wie sie hier benutzt werden, genau definiert sein: die für *Tachypodoiulus* beschriebenen strukturbildenden Epidermisfortsätze werden „Vertikalfasern" genannt; die in ihrem Innern vorkommende Fibrille „Zentralfibrille". Werden mehrere Vertikalfasern zusammengefaßt, so daß ihr lichtbrechender hyaliner Anteil verschmilzt, wird der Begriff „Zwischensubstanz" gebraucht. Praktisch lassen sich beide oft mit derselben Berechtigung anwenden, wie sich aus den weiteren Untersuchungen ergibt.

Die Epicuticula bildet mit der darunterliegenden färbbaren Schicht, der Exocuticula, ein festes Gefüge. In Schnitten reißen sie meist beide gleichzeitig vom übrigen Tegument ab. Chemisch gehören die beiden Schichten jedoch nicht zusammen, denn in konz. HCl löst sich die Exocuticula wie das übrige Chitin auf. Da sich die einzelnen Schichten im Wesentlichen wie die des Insektenteguments verhalten, bin ich in dieser Arbeit der bei den Insekten üblichen Einteilung in „Epi-, Exo- und Endocuticula" gefolgt.

Es würde damit die bisher für die Diplopodenterminologie geübte Dreiteilung bestehen bleiben, die allerdings nicht einheitlich war. Die von Silvestri beschriebene Außen-, Mittel- und Innenschicht entspricht nicht ganz Verhoeffs Deck-, Kalk- und Blätterschicht; Fuhrmann teilt 1916 in Grenzsaum, Außen- und Innenschicht ein, die er mit den Schichten Verhoeffs identifiziert. Ein Vergleich zwischen dem Tegument von *Glomeris conspersa* und *Sphaerotherium ancillare* ergab, daß Silvestris „strato profondo" der „Blätterschicht" Verhoeffs und Silvestris „strato medio" der „Kalkschicht" Verhoeffs entspricht. Silvestris „strato superficiale" hat allerdings mit Verhoeffs „Deckschicht" nichts zu tun, und das liegt daran, daß Silvestri die bei *Glomeris* stark ausgeprägte Exocuticula gesehen hat, aber nicht auf die Epicuticula aufmerksam geworden ist. Verhoeff dagegen hat die Exocuticula übersehen, die bei *Sphaerotherium* u. a. allerdings so fein ist, daß ich sie bei den gewöhnlichen Färbungen mit Eisenhämatoxylin nicht gefunden habe oder sie vielmehr anfangs als Färbung der Epicuticula auffaßte, wie es bisher gehalten wurde. Erst die Färbung nach Mallory hob sie durch eine violette Tönung deutlich vom blauen Chitin und gelben Grenzsaum ab. Auch bei *Glomeris conspersa* zeigt sie nach Mallory die Violettfärbung; außerdem spricht die Struktur für die Identität dieser Schichten bei beiden Formen.

Die Exocuticula der Insekten, die dort in der Regel als Pigmentschicht auftritt, würde in gewisser Weise der färbbaren Schicht der Diplopoden entsprechen. Zwar ist sie hier bis jetzt nicht als pigmentiert beschrieben, und auch bei den von mir untersuchten Formen ist kein Farbstoff gefunden worden. Für *Sphaerotherium* stand mir zwar nur noch Alkoholmaterial zur Verfügung, bei dem der Farbstoff schon hätte herausgelöst sein können (Farbstoff bei Krebsen in Alkohol lösbar). Von *Glomeris marginata*, *Unciger foetidus* und *Schizophyllum sab.* habe ich jedoch frisches unfixiertes Material nach $1^1/_2$ stünd. Durchtränkung mit Gelatine auf dem Gefriermikrotom ge-

schnitten und keinerlei Pigmentierung bzw. Färbung der betreffenden Schicht gefunden (Verhoeff hat bei *Sphaeropoeus* blauen Farbstoff in der Blätterschicht gefunden, sonst kommt die Zeichnung des Diplopodeninteguments in der Hauptsache durch die pigmentierte Epidermis zustande).

Abgesehen von der fehlenden Pigmentierung hat die Schicht jedoch die Lage mit der Insektenexocuticula gemeinsam und besteht wie diese aus Chitin (wenigstens in der Grundsubstanz).

Die in der Diplopodenliteratur gebrauchten Bezeichnungen „Grenzlamelle", „Grenzsaum" (Fuhrmann), „Deckschicht" (Verhoeff) werden also der „Epicuticula" synonym; die färbbare Schicht wird als „Exocuticula" bezeichnet, und als „Endocuticula" möchte ich Silvestris Mittel- und Tiefenschicht bzw. Verhoeffs Kalk- und Blätterschicht zusammenfassen, weil keine wesentlichen Unterschiede zwischen beiden bestehen und ihr Übergang nicht scharf begrenzt ist. Da Kalk- und Blätterschicht nur für *Sphaeropoeus* eingeführt sind, möchte ich hier die Unterteilung in Platten- und Balkenschicht machen und zwar nach dem histologischen Aufbau, der für alle untersuchten Tiere zutrifft. Das Vorhandensein von Kalk ist zudem ja nicht auf die Kalkschicht beschränkt (wie Verhoeff nachwies), und auch mit „Blätterschicht" ist nur ein scheinbares Merkmal ausgedrückt: die durch den Balkenwechsel und nicht etwa durch übereinandergeschichtete Chitinblätter entstehende Horizontalstreifung. Für die Struktur der Gelenkhaut würde der Name besser passen (s. unten).

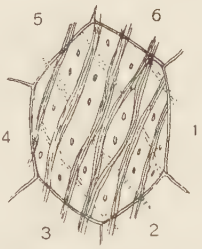

Abb. 8. *Spirob.* spec. Balkenbildung.

Auf die Exocuticula (vgl. S. 489) folgt proximal eine Lage, in der die Umrisse der Chitinogenzellen nur ausnahmsweise zu sehen sind. Sie bieten da ein Hilfsmittel zum Verständnis der folgenden Schichten: Es wurde schon gesagt, daß die Vertikalfaserenden als Punkte durch die Epicuticula hindurchscheinen. Für *Spirob.* spec. konnten durchschnittlich 18 pro Zelle gezählt werden. In den Lagen, in denen das Chitin rings um einen Fortsatz herum abgelagert wird (Abb. 5, 6), bleibt die Zahl der Vertikalfasern bestehen. Mit beginnender Balkenbildung nimmt sie jedoch ab (Abb. 8). Aus dem Vorkommen von zwei Zentralfibrillen in einem Feldchen (Zwischensubstanzraum, S. 491) erkennt man, daß das Chitin hier nicht jeden Fortsatz einzeln umgibt, sondern gelegentlich zwei oder auch

drei zusammenfaßt, eine Tendenz, die zur Epidermis hin zunimmt. Die durchscheinende Zellkontur zeigt also, daß die Balken das ganze „Zell"feld durchziehen (vgl. S. 488) und daß ihre Verlaufsrichtung in der einen Ebene vorwiegend parallel zu den Zellwandpaaren 1/2 und 4/5, in der anderen Ebene parallel zu 3/4 und 6/1 liegt.

Am Tegument von *Tachypodoiulus* (Abb. 4) ist das Verschmelzen der Vertikalfasern schön klar im Querschnitt zu sehen. Die Plattenschicht der Endocuticula ist ausgebildet, und die Epidermis hat sich gerade zur Ausbildung der Balkenschicht angeschickt. Die Vertikalfaserkanäle im Chitin erweitern sich plötzlich trichterförmig: es beginnt der Zusammenschluß mehrerer Vertikalfasern zu Zwischensubstanzsäulchen von stärkerem Durchmesser.

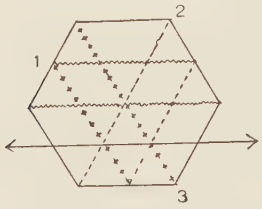

Abb. 9. *Sphaerotherium ancillare.* Schema zur Schnittorientierung von Abb. 10.

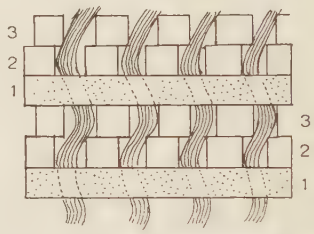

Abb. 10. *Sphaerotherium ancillare.* Tegument im Querschnitt (schematisch).

Die Elemente des ausgebildeten Teguments lassen sich im Querschnitt nur schwer identifizieren. Das beweisen die vielen verschieden aufgefaßten Zeichnungen anderer Arbeiten, die das Chitin zwar als Nebensache darstellen, aber doch immerhin einen Begriff von den mannigfaltigen Erscheinungsbildern geben.

Konstruiert man sich ein Schema (Abb. 9), in dem der Schnitt in Richtung des Pfeils verläuft, so müßte man den Balken Richtung 1 im Längsschnitt treffen, Balken 2 und 3 dagegen annähernd im Querschnitt, letztere nur in einem idealen Falle senkrecht untereinanderliegend, sonst ein wenig gegeneinander verschoben. Da die Zwischensubstanz durch das einseitige Wachstum der Balken von drei Seiten her abwechselnd verdrängt wird, muß sie in einer Schraubenlinie verlaufen. Abb. 10 zeigt schmale dunkle Bänder, die der Balkenrichtung 1 entsprechen [1]), dazwischen breite helle Bänder: Balkenrichtung 2 und 3, senkrecht dazu die Zwischen-

1) Das „Bindemittel" FUHRMANNS (vgl. S. 484).

substanz als feine Bogen. Im Flächenschnitt kann man sich durch Verstellen des Tubus von ihrem schraubigen Verlauf überzeugen.

Die Balken bilden in ihrer Gesamtheit durch bestimmten Verlauf wiederum eine besondere Struktur: auch im Flächenbild treten helle und dunkle bandförmige Zonen im Wechsel auf (Abb. 11). Innerhalb der dunklen Zonen laufen die Balken auf lange Strecken in einer Richtung, verdrängen die Zwischensubstanz bis auf spindelförmige Spalten und stehen daher so dicht, daß sie sich berühren, häufig auch anastomosieren. In den hellen Zonen dagegen beschreiben sie einen kleinen Bogen, stehen weniger dicht, so daß sie viel mehr Zwischensubstanz übrig lassen.

Die Chitinogenzellen scheinen hier vorwiegend in zwei Richtungen Balken zu bilden, oder, was wahrscheinlicher ist, diese Struktur wird erst durch später wirkende Kräfte hervorgerufen; denn in der Epidermis ist keine Veränderung festzustellen, die Aufschluß über das veränderte Verhalten der mittleren bis unteren Schichten geben könnte. Da der Umfang des Tieres an der Epidermis geringer ist als außen (das Tegument ist bei *Spirob.* spec. 75—100 μ stark — bei einem mittelgroßen *Sphaerotherium* sogar 275 μ), müssen sich die Schichten, die durch die neu entstehenden Lagen nach außen gedrängt werden, in die Breite ziehen. Die Dehnung in der Längsachse des Tieres könnte durch den Streckungszug des Chitins bei der Spiraleinrollung (bzw. Einkugelung bei *Sphaerotherium*) verursacht werden.

Abb. 11. *Sphaerotherium ancillare.* Balkenlage in Aufsicht (D.Zo dunkle Zone; H.Zo helle Zone).

Mit einem zarten lockeren Gewebe kann man diese Struktur einigermaßen nachahmen, indem es in der Breite gleichmäßig gedehnt wird und in der Länge in bestimmten Abständen Zugkräften ausgesetzt wird.

Im Wachstum und in den spezifischen Bewegungen dürften also Kräfte gesehen werden, die auf das von der Epidermis gleichmäßig gebildete Chitin strukturändernd einwirken. Da die längsgezogenen Zonen alle senkrecht untereinander liegen, muß man eine konstant und an derselben Stelle wirkende Kraft annehmen, etwa den Muskelzug. Die so entstandene Struktur wird für die Funktion des Teguments als Außenskelett ebenfalls, doch sekundär, bedeutungsvoll. Die festen Zonen bilden in senkrechter Richtung ein System von T-Trägern (Abb. 12), das neben der Materialersparnis den Vorteil besonderer Druck- und Biegungsfestigkeit hat.

Vergleicht man hierzu Verhoeffs Untersuchungen über Druckfestigkeit des Diplopodenkörpers (Bronn Dipl. I, p. 121), so kann man sich die unwahrscheinlich hohe Belastung, die ein Tier aushält — die Versuchstiere, Iuliden, konnten das 14000fache ihres Körper-

Abb. 12. *Sphaerotherium ancillare.* Schematischer Querschnitt von Abb. 11.

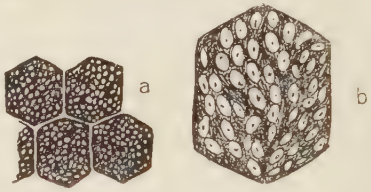

Abb. 13. *Sphaerotherium ancillare.* Epicuticula in Aufsicht. b stärker vergr.

gewichts ohne Schaden tragen —, nur durch das Zusammenwirken von histologischer Struktur, Inkrustierung und der Röhrenkonstruktion des Körpers vorstellen.

Für die Epicuticula von *Sphaerotherium ancillare* gilt in chemischer und struktureller Hinsicht dasselbe wie für *Spirob.* spec., d. h. sie ist in konzentrierter HCl unlöslich und gibt auf die Chlorzinkjodprobe von P. Schulze eine negative Reaktion: sie besteht also nicht aus Chitin. In der Aufsicht findet man ebenfalls die durchscheinenden Vertikalfaserenden, die, relativ groß, sogar durch die Epicuticula die Zentralfasern durchsehen lassen (Abb. 13 b).

Sofort unter der feinen Exocuticula ändert sich das Bild im Vergleich zu *Spirob.* spec. erheblich. Die regelmäßig über die Fläche verteilten Vertikalfaserquerschnitte werden durch sechseckige, aus Chitin bestehende Grenzlinien, die dem Umfang einer Epidermiszelle entsprechen, zu Komplexen zusammengefaßt, d. h. der Vorgang bei der Bildung des Teguments ist folgender: Es entstehen zuerst einzelne Vertikalfasern wie bei *Spirob.* spec. Da sich aber das

Chitin nun an den Zellwänden absetzt und nicht zwischen den Vertikalfasern, sind sie nach der Konzentration in der Zellmitte nicht mehr gegeneinander isoliert. Die noch erkennbaren feinen Konturen (Abb. 14) deuten auf ihre ursprüngliche Selbständigkeit hin. Auf diesem Stadium ist die Chitinablagerung so stark geworden, daß das ursprüngliche Sechseckmuster völlig verwischt und die Zellwand kreisförmig geworden ist. Allmählich verschmelzen die zusammengedrängten Fasern zu einer einzigen Zwischensubstanzmasse, die die Gesamtheit der Zentralfasern einschließt (Abb. 15).

In dem Maße, wie die Chitinbildung zunimmt, wird der Zellinhalt kleiner und die Anzahl der Vertikalfasern müßte auch abnehmen, weil ihr Bildungsraum kleiner wird. Es müssen also im fertigen Tegument in den oberen Schichten Vertikalfasern vorhanden sein, die nicht mehr bis zur Matrix hinunterreichen. Das Schnittbild

Abb. 14. *Sphaerotherium ancillare.* Plattenschicht im Flächenschnitt.

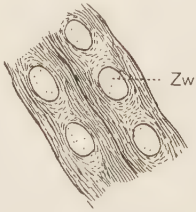

Abb. 15. *Sphaerotherium ancillare.* Flächenschnitt. Beginnende Balkenbildung.

zeigt häufig, daß eine bestimmte Struktur von der Epidermis bis zur Epicuticula nicht während der ganzen Bildungsperiode des Teguments die gleiche bleibt. Ein und dieselben Zellen können plötzlich zu einer anderen Bildungsweise übergehen. So findet man in den tieferen Schichten von *Sphaerotherium* Stellen, bei denen sich die Balken in lockere Fibrillen auflösen und sich über den Bildungsraum einer ganzen Zelle ausbreiten. Der Aufbau der Zwischensubstanz wird dadurch unterdrückt. Die einzelnen Fibrillen schließen sich immer wieder zu Balken zusammen (Abb. 16). Im Querschnitt fallen solche Stellen durch gleichmäßige, äußerst feine Vertikalstreifung auf, die von feinen horizontalen Linien unterbrochen wird. Ob die Streifung nur optisch durch die übereinandergelagerten Querschnitte der Fibrillen zustande kommt, oder ob es senkrechte Strukturelemente sind, konnte nicht entschieden werden. Doch wäre es denkbar, daß die Ablagerung der Balken ebenfalls zwischen den Zellfortsätzen stattfände, die Balken aber sehr fein wären, den

Wert einer oder weniger Fibrillen hätten, und die Zwischensubstanz reduziert sei, so daß zwischen den Fibrillen nur noch die Zentralfibrillen übrig blieben.

Den Sinn der Balkenaufspaltung kann ich nicht erklären. Eine Beziehung zur Muskelinsertion hat sich nicht herausfinden lassen. Bei *Tachypodoiulus alb.* und *Spirob.* spec. bilden die den Muskelansatz vermittelnden Epidermiszellen normale Vertikalfasern aus. Ein Präparat von *Spirob.* spec. mit Eisenhämatoxylin (Heidenhain) und folgender Kongorotfärbung zeigte schwarz gefärbte Vertikalfaserkanäle; die Stellen über der Muskulatur jedoch ließen bei gleichem histologischen Bau die dunkle Tingierung vermissen (Abb. 1).

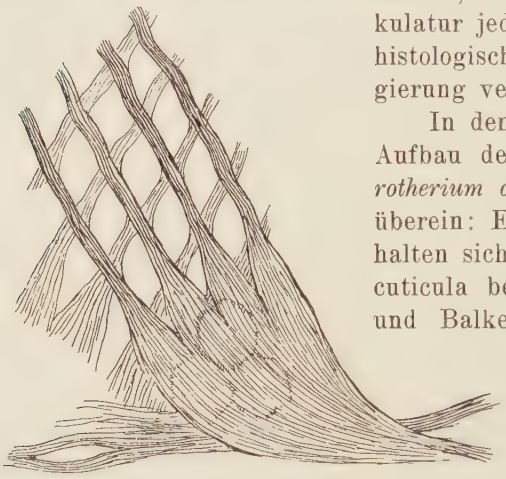

Abb. 16. *Sphaerotherium ancillare.* Balkenschicht im Flächenschnitt.

In den Grundzügen stimmt der Aufbau der Tegumente von *Sphaerotherium ancillare* mit *Spirob.* spec. überein: Epi- und Exocuticula verhalten sich völlig gleich, die Endocuticula besteht auch aus Platten- und Balkenschicht. Die Vertikalfasern einer Zelle dagegen werden zu einer einzigen, das Tegument senkrecht durchziehenden Zwischensubstanzsäule zusammengefaßt. Hierin liegt kein absolut scharfer Gegensatz zum Typus *Spirob.*, denn es wurde auf S. 493/4 gezeigt, daß hier wenigstens schon ähnliche Verhältnisse durch das Zusammenfassen von zwei oder drei Fasern zu einem Strang angebahnt sind. Im Tegument von *Sphaerotherium* kommt noch eine Komplikation hinzu: An den Schnittpunkten der Balken laufen Chitinfibrillen von der Epidermis zur Exocuticula entlang, welche, nicht unterbrochen, keine Verbindung der Horizontallagen untereinander darstellen.

Die Querschnitte beider Formen müssen also prinzipiell das gleiche Bild zeigen (vgl. Abb. 1): 1. die Epicuticula, 2. die Exocuticula und 3. die Endocuticula, die in zwei Schichten zerfällt: a) die Plattenschicht, in der der Fibrillenverlauf des Chitins einigermaßen konzentrisch in allen Schichten ist: daher fällt die horizontale

Schichtung nicht oder kaum auf, es herrscht infolgedessen eine durch die Vertikalfasern bedingte Vertikalstruktur vor; b) die Balkenschicht, die nicht immer ganz scharf von der Plattenschicht abgesetzt ist, weil sich oft einzelne Balken verfrüht bilden; in ihrer Hauptausdehnung trägt sie den Charakter der Horizontalstreifung, indem die Balkenlängsschnitte als dunkle Bänder in die Erscheinung treten.

Infolge der Wölbung der Tergite kann man in einem Präparat die allmähliche Veränderung der Struktur von der Epicuticula zur Epidermis an einem einzigen Flächenschnitt verfolgen. Die Bildung des Chitins zeigte sich durch die Zellwand gerichtet. Wenn man nun bei dem anderen Typ *Spirob.* ebenfalls einen Balkenwechsel um je 60° sieht, so muß man auch hier den irgendwie richtenden Einfluß der Zellwand annehmen: die Bildung der Vertikalfasern wird peripher durch die Zellwand begrenzt; das dazwischen zur Ablagerung kommende Chitin gibt eine neue Grenz- oder Richtlinie an, und so entsteht die Orientierung der Balken parallel zur Zellwand bzw. zu einem Zellwandpaar.

Das Tegument von *Sphaeropoeus malaccanus* ist von Verhoeff (Bronn, p. 968 969) bei 340facher Vergrößerung untersucht worden. Ein Vergleich mit dem hier untersuchten *Sphaerotherium ancillare* läßt den gemeinsamen Bauplan erkennen: Verhoeff fand an der Oberfläche die Mündung zahlreicher Poren, zwischen diesen bei tieferer Tubuseinstellung Punkte: die „Poren" würden den Drüsenmündungen, die „Punkte" den durchscheinenden Vertikalfasern entsprechen. In der „Kalkschicht" fand Verhoeff „zellenähnliche Körperchen, zwischen welchen sich ein Gewirr von grauen Strängen maschenartig verteilt"; in der „Blätterschicht" ein „einigermaßen ähnliches Bild", „nur sind die zellenähnlichen Körperchen kleiner als dort". Das Bild der Kalkschicht dürfte etwa Abb. 14 von *Sphaerotherium* entsprechen: die zellenähnlichen Körperchen sind die Querschnitte der Zwischensubstanz, die Stränge sind den Balken identisch, die in den unteren Schichten so stark werden, daß die Zwischensubstanz nur noch einen geringen Durchmesser hat. Über einen Balkenwechsel in verschiedenen Ebenen geht aus Verhoeffs Untersuchungen nichts hervor. Meine genaueren Befunde haben ihre Ursache in den von mir benutzten Vorbehandlungsmethoden sowie stärkeren optischen Systemen (Vergr. 1800fach). Verhoeffs Bilder, die dadurch auf einer niedrigeren Stufe der Analyse stehen müssen, lassen sich in die so gewonnenen Anschauungen zwanglos einordnen.

Sphaeropoeus malaccanus ist also ein Vertreter des Typus *Sphaerotherium* (vgl. S. 487).

Die bisher beschriebene Struktur des Chitins, die an den mittleren Tergiten untersucht worden war, herrscht am gesamten Tegument vor. Ausnahmen wurden schon auf S. 495 angegeben: ein sekundär in zwei Richtungen verlaufender Balkenwechsel. Gelegentlich fällt auch die Unterteilung in Platten- und Balkenschicht weg. Am Kopf beginnt die Balkenbildung mehr oder weniger dicht unter der Exocuticula; auch am Tergithinterrand (Abb. 24) fällt an einer

Abb. 17. Fühlergelenk von *Sphaerotherium ancillare*. Völlig gestreckt.

Abb. 18. Fühlergelenk von *Sphaerotherium ancillare*. Bei beginnender Einziehung.

Abb. 19. Fühlergelenk von *Talomorpha hilaris*. Fast völlig eingezogen.

Stelle die Plattenschicht aus. Daneben kommt es zu konstant wiederkehrenden und für die Funktion der Teile wesentlichen Änderungen, die auch innerhalb der systematischen Gruppen im Prinzip gleich sind, nämlich in den Intersegmentalhäuten und Cornealinsen.

Die Gelenk- und Zwischenhäute.

Die Verbindung der Teile des Diplopodenkörpers wird durch Zwischen- und Gelenkhäute besorgt. Die Zwischenhäute verbinden die einzelnen Tergite untereinander und mit den übrigen Rumpf- und Kopfabschnitten. Die Gelenkhäute befinden sich zwischen den Gliedmaßenabschnitten bzw. an der Verbindungsstelle von Glied und Rumpf.

Der auffälligste Unterschied beider Häute besteht zunächst in der Stärke: die Zwischenhäute sind viel dünner als die Tergite

(Abb. 20); die Gelenkhäute haben dieselbe Dicke wie die Gliedabschnitte (Abb. 17—19), die sie verbinden. Im histologischen Aufbau der horizontalen Chitinlagen stimmen beide überein; in den Zwischenhäuten treten regelmäßige senkrechte Strukturen auf, die den Gelenkhäuten fehlen. Was das Chitin beider Häute grundsätzlich von dem der Tergite unterscheidet, ist der gänzliche Mangel an Vertikalfasern. Dadurch ist der Aufbau auch völlig anders. Das Chitin wird von der gesamten Zelloberfläche der Epidermis gleichmäßig abgeschieden und bildet feine übereinanderliegende Plättchen; über den Zellwänden macht es einen homogenen Eindruck (Abb. 21) und

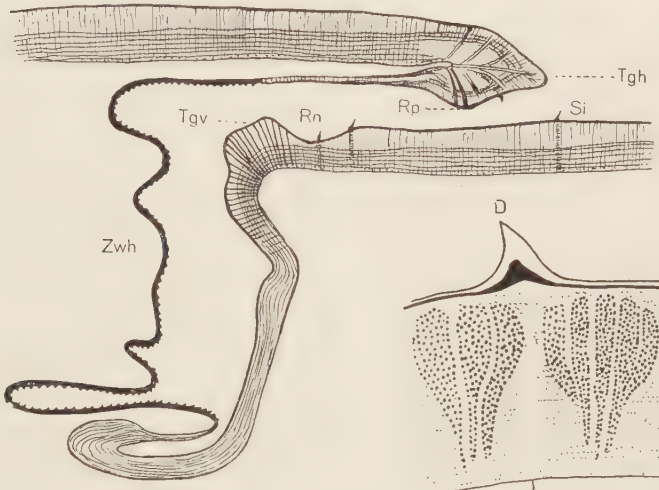

Abb. 20. *Sphaerotherium ancillare.* Zwei Tergite mit Zwischenhaut.

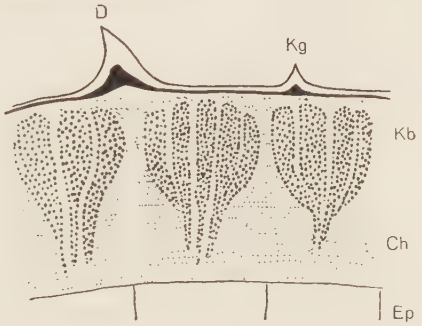

Abb. 21. *Sphaerotherium ancillare.* Zwischenhaut im Querschnitt, unentkalkt.

färbt sich nach Mallory stärker. Auf diese Weise kommen in der Zwischenhaut auch senkrechte Strukturen zustande, die aber aus Chitin bestehen, sich also von den Vertikalfasern der Tergite grundsätzlich unterscheiden. Distal bilden die vertikalen Stränge eine kleine Erhebung, über der die Epicuticula ein spitzes Kegelchen oder einen größeren Dorn bildet, etwa wie ein Rosenstachel. Die leichte Krümmung ist bei allen Dornen gleichsinnig. Die Exocuticula ist in der Zwischenhaut auch vorhanden, aber äußerst dünn, ebenso ist auch die Epicuticula erheblich feiner als die der Tergite. Gegen Farbstoffe zeigt sie das gleiche Verhalten.[1])

1) Entgegen Annahme Fuhrmanns 1922. Grund ist die Feinheit, die darunter liegende Farbstoffe durchscheinen läßt. Mischfarbe (vgl. S. 532).

An unentkalkten Schnitten treten becherförmige Gebilde auf, die sich aus einzelnen Teilen zusammensetzen und in einen dünnen Stiel auslaufen, der die Epidermis selten erreicht (Abb. 21). Sie erinnern an die Ausbildungen der Pigmentschicht (Exocuticula) in Zwischenhäuten von Insekten (vgl. Hass 1916, Kühnelt 1928 u. a.). Hier bei *Sphaerotherium* verläuft die Exocuticula kontinuierlich parallel der Epicuticula, die becherförmigen Gebilde sind Kalkeinlagerungen, es liegen somit keine homologen Bildungen vor.

Im Flächenschnitt erscheinen die Kalkbecher im untersten Teil des Teguments als kleine runde bis ovale Flecke: die im Querschnitt (Abb. 21) angedeuteten einzelnen Teile ordnen sich von der Fläche gesehen (Abb. 22) wie die Scheiben einer Apfelsine. Die Zahl der zusammentretenden Teile schwankt ungefähr zwischen 7 und 15.

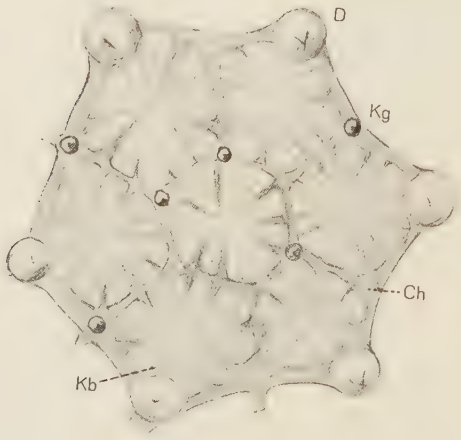

Abb. 22. *Sphaerotherium ancillare.* Zwischenhaut in Aufsicht, entkalkt.

Jeder Kalkbecher ist das Produkt einer Epidermiszelle. Die Wände zwischen ihnen zeigen deutlich den sechseckigen Charakter ihrer Bildungszellen. In der Regel treten sieben, stellenweise mehr, solcher Kalkbecher wiederum zu einem sechseckigen Komplex zusammen, der das große Muster der Zwischenhaut bildet. Auf den Kanten der kleinen Sechsecke sitzen die Kegel, während die größeren Dornen dem großen Muster angehören.

Zwar weist nicht die ganze Zwischenhaut das regelmäßige Sechseckmuster auf, sondern in Richtung auf das Unterblatt zu erfahren die Sechsecke einen seitlichen Zug, so daß die Wände jetzt eine mit dem Tergithinterrand parallele Hauptrichtung haben.

Gelegentlich treten kleine dreieckige Zwischenräume auf, die wohl ebenfalls dem Raum einer Epidermiszelle entsprechen, die nur mit einer kleinen Spitze die Oberfläche erreicht.

Die Gelenkhaut baut sich wie die Zwischenhaut aus feinen Plättchen auf, die aber nicht durch senkrechte Stränge unterbrochen

sind. Trotzdem treten regelmäßig die Dörnchen in den zu erwartenden Abständen der Epidermiszellgrenzen auf.

Die Chitinlamellen der Gelenkhaut sind beim ausgestreckten Fühler (Abb. 17) glatt, beim eingezogenen (Abb. 19) werden sie an der gerade sich biegenden Stelle in Falten gelegt wie bei der Zwischenhaut (Abb. 23).

Die Nachgiebigkeit entspricht der Funktion beider Häute:

Am ausgestreckten Fühler von *Sphaerotherium* kann man die Gelenkhäute schon äußerlich erkennen, beim Zurückziehen der einzelnen Glieder verschwinden sie völlig. Die Gelenkhaut muß also stabil genug sein, das ausgestreckte Fühlerglied zu halten; das ist mindestens teilweise dadurch erreicht, daß sie dieselbe Stärke besitzt (Abb. 17—19). Beim Einschieben der Glieder ineinander muß die Gelenkhaut eine starke Durchbiegung aushalten, bis sie nach Einziehen des Gliedes wieder Strecklage erlangt. Die in verschiedenen Streckungsstadien fixierten Fühler zeigen die Stärke der Durchbiegbarkeit. Die Gelenkhaut hat mit dem Fühlerchitin eine schräge Ansatzfläche, und zwar so, daß der zugeschärfte Rand des eingeschobenen Gliedes innen liegt. Die Verbindungsstelle der verschieden strukturierten Chitinteile wird dadurch vergrößert, und der Raum, den das starre Chitin der Fühlerglieder im eingezogenen Zustand einnimmt, verkleinert.

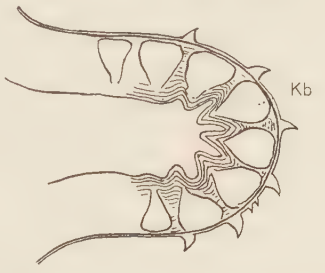

Abb. 23. *Sphaerotherium ancillare*. Zwischenhautschleife (aus Abb. 20 vergr.).

Die Zwischenhäute dagegen brauchen weder Druck noch Zug auszuhalten. Bei der Einrollung des Tieres, d. h. bei der größtmöglichen Auseinanderschachtelung der Tergite wird die in mehrfachen Schleifen liegende Zwischenhaut (Abb. 20) nur etwas von der Stelle verschoben; sie kann daher erheblich dünner als die Tergite sein.

Die Art der Schleifenbildung, wie sie das fixierte Material zeigt, beweist, daß es sich um ein in Spannung gehaltenes Gebilde handelt, das nicht kollabieren kann; denn die kalkhaltigen Becher bilden eine Kette von Kegeln, deren Glieder nur eine begrenzte Durchbiegung zulassen (Abb. 23).

Die Funktion beider Häute setzt also eine allseitige Biegbarkeit voraus, die durch den Fortfall der Vertikalfasern und des Balkenwechsels geschaffen wird. Die polarisationsoptische Analyse ergänzt

das Verständnis: nicht nur in der Abänderung der Gesamtstruktur, sondern schon im Feinbau unterscheidet sich das Chitin der Häute grundsätzlich von dem der Tergite. Die Balken der Tergitstruktur erweisen sich als positiv einachsig doppelbrechend in bezug auf die Länge; ihr längsfibrillärer Aufbau läßt, wie es für Chitinsehnen festgestellt worden ist, auf Formdoppelbrechung schließen, hervorgerufen von stäbchenförmigen Teilchen, die mit ihrer Länge parallel der der Balken liegen — sogenannte Fadenstruktur. Die Gelenkhaut dagegen zeigt unter gleichen Bedingungen negativ einachsige Doppelbrechung, wobei die optische Achse senkrecht zur Oberfläche steht; bei stäbchenförmigen Teilchen, die ja der Natur des Chitins nach auch hier gegeben sind, weist diese Formdoppelbrechung auf einen Mischkörper hin, in dem die Teilchen mit ihrer Länge senkrecht zur optischen Achse und damit parallel der Oberfläche, in ihr aber regellos liegen — sogenannte Filmstruktur.

Diese Lagerung der Teilchen entspricht vollkommen der oben geschilderten Funktion der Gelenkhaut; ihre allseitige Beweglichkeit duldet keine Herausstellung einer Richtung mechanischer Beanspruchung, wie dies für die Balken und ihren Feinbau der Fall ist.

Es wurde schon früher von Verhoeff darauf aufmerksam gemacht, daß beim Diplopodenkörper die Intersegmentalhäute nie sichtbar werden, wie das von Insektenweibchen mit reifen Eiern allgemein bekannt ist. Bei *Sphaerotherium* fand ich nun einen Mechanismus, der dieses Verhalten erklärt und gleichzeitig beweist, daß die Zwischenhäute tatsächlich keinerlei mechanische Beanspruchung auszuhalten haben. Serienschnitte durch die Tergite zeigten stets das gleiche Bild wie in Abb. 20 angegeben. Am Unterblatt der Duplikatur, dem Tergithinterrand (Tgh) genähert, tritt ein Wulst (Rp) auf, dem eine Einbuchtung (Rn) am Vorderrand des dahinterliegenden Tergits entspricht. Der Wulst ist also eine erhabene Leiste oder Rippe, die sich quer unter dem Tergit hinzieht und genau in die korrespondierende Rinne des folgenden Tergits paßt. Beim Einrollen schnappt die Leiste in die Rinne ein und beide bilden einen festen Verschluß. Durch den histologischen Bau wird die Verfugung noch besonders begünstigt. Kopfwärts vor der Rinne bildet das Chitin einen stärkeren Vorsprung (Tgv), der von Vertikalfasern auffallend versteift wird. Am hinteren Ende des Tergits geht ein Teil des Chitins aus der gewöhnlichen Balkenstruktur plötzlich in die Gelenkhautstruktur über (Abb. 24). Es wird also eine elastische Schicht, ein Polster, in die starren Massen eingelegt. Außen bleibt

noch ein Rand des festen Chitins bestehen. Im Unterblatt der Duplikatur setzt sich die Gelenkhautstruktur fort und bildet sich allmählich zur Zwischenhaut um.

Die Bedeutung des Polsters liegt nun darin, daß durch seine Elastizität ein dauernder fester Zusammenschluß der Tergite gewährleistet wird; bei der Einkugelung wie in Laufstellung und selbst bei seitlichen Wendungen der Tiere wird durch den elastischen Strang das Auseinanderklaffen verhindert und damit die Aufnahme von Bodenteilchen in den Intersegmentalraum; gleichsinnig wirkt ein Borstenkamm am Tergithinterrand.

Schon mit bloßem Auge sind Rippe (Rp) und Rinne (Rn) zu erkennen und beim Verschieben zweier Tergite spürt man deutlich

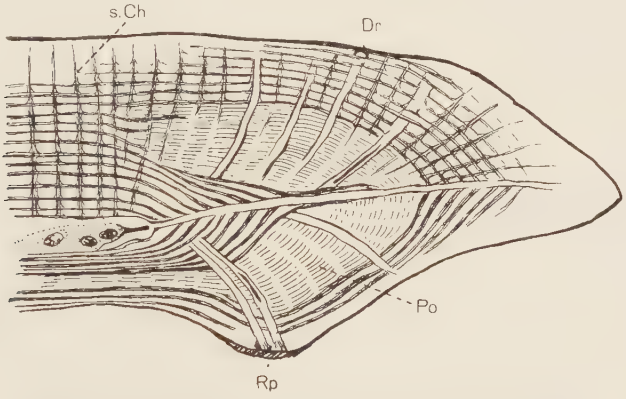

Abb. 24. *Sphaerotherium ancillare.* Tergithinterrand.

das Einschnappen. Zur Kontrolle wurde ein ganzes Tier, durch feine Gaze in der Kugelstellung zusammengehalten, geschnitten, jedoch nicht mit dem gewünschten Erfolg. Das Entkalken und das übliche Schrumpfen im Paraffin, das durch die lange Einwirkungsdauer auf das intakte Skelett verstärkt wurde, bewirkten einen unvollkommenen Verschluß — jedoch liegt damit kein Gegenbeweis vor.

An der Rippe stehen die Drüsengänge besonders dicht. Das abgesonderte Fett dient zur Verminderung der Reibung. Sinneshaare sind auch vereinzelt anzutreffen. Da die eingeleitete Bewegung mechanisch zwangsläufig ihrem Ende, dem Einschnappen, zugeht, scheinen die Sinneshaare nicht zu regulieren, sondern zu orientieren.

Die Zwischenhäute sind also nur Verbindungen der Tergite, die das Körperinnere nach außen abschließen. Ihre Windungen haben

nicht die Aufgabe, in bestimmten Fällen, bei starker Nahrungsaufnahme oder beim Reifen der Eier, der Vergrößerung des Körpers zu dienen.

Die Feststellung der Bedornung von Zwischen- und Gelenkhäuten steht allerdings im Gegensatz zur bisherigen Meinung im Diplopodenschrifttum. Im Bronn, Diplopoda I, p. 964, heißt es: „Ein wichtiger Charakter aller Zwischen- und Gelenkhäute, welcher aufs engste an ihre physiologische Aufgabe, nämlich die Bewegung in engen Spalträumen angepaßt ist, besteht darin, daß sie niemals Borsten oder sonstige Cuticularfortsätze tragen, vielmehr vollkommen nackt sind, um sich ohne Hindernis bequem bewegen zu können." Für *Sphaerotherium* wurde hier aber festgestellt, daß die Zwischenhäute an der Bewegung des Körpers nur indirekt beteiligt sind, indem

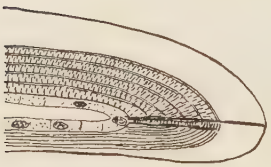

Abb. 25. *Spirob.* spec. Tergithinterrand.

Abb. 26. *Spirob.* spec. Zwischenhaut.

Abb. 27. *Sphaerotherium ancillare.* Riechkegel (Skelett).

sie ihre Windungen etwas verändern. Das obere Tergit gleitet auf dem darunterliegenden Tergit vor und zurück. Hier, an den Tergiten also muß ein vollkommener Gleitmechanismus ausgebildet sein. Bei den Iuliformia, die sich zur Spirale einrollen können, müßten, wenn auch nicht so ausgeprägt, solche polsterartigen Gleitvorrichtungen ebenfalls vorhanden sein. Tatsächlich hört bei *Spirob.* spec. die Bildung der starren Balkenlagen ganz plötzlich am Tergithinterrand auf (Abb. 25), und das Unterblatt der Duplikatur wird vorwiegend in Gelenkhautstruktur aufgebaut. Für die Funktion der Zwischenhaut ist es also von diesem Standpunkt aus gleichgültig, ob sie Cuticularanhänge hat oder nicht; ihr Vorkommen ist aber nicht selten. Die größeren hier untersuchten Tiere weisen verschiedene Formen der Bedornung auf, so daß man ihr doch eine Funktion zugestehen möchte, nämlich die Verhinderung der Adhäsion mit der vorderen Tergitfläche. *Glomeris hexasticha* und *Glomeris conspersa* haben ziemlich große Dornen, ähnlich wie *Sphaerotherium*, bei

Spirob. spec. sind kleine Spitzchen halbkreisförmig angeordnet (Abb. 26), bei *Pachyiulus flav.* in Längsreihen.

Die streng auf die Gelenk- und Zwischenhaut lokalisierte Bedornung ermöglichte noch die Feststellung, daß bei *Sphaerotherium ancillare* die Riechkegel gelenkig gegen ihre Basis abgesetzt sind. Das eingeschobene Gelenkstück ist sehr klein, so daß man es an Struktur oder Färbung allein nicht erkannt hätte (Abb. 27).

Kurz zusammengefaßt:

Im Bauplan des Körpers treten zwei Grundstrukturen hervor: die Tergitstruktur mit ihren wechselnden Balkenlagen und der vertikalen Zwischensubstanz und die Gelenkhautstruktur, die vorwiegend aus feinen horizontalen Plättchen aufgebaut ist. Beide haben sich deutlich als funktionelle Strukturen erwiesen.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit von Joh. Zschorn über „Beiträge zur Skelettbildung bei Arthropoden" wurden auch Diplopoden untersucht. Die Ergebnisse der Arbeit werden z. T. in einer allgemeinen Besprechung vorweggenommen. Verfasser zitiert hierin Plate (1922): das Skelett sei „von zarten Kanälen (!) durchzogen, die senkrecht zur Oberfläche stehen". Diese Bildungen werden nach Meinung des Verfassers durch Risse hervorgerufen: „Durch die Bewegungen des Körpers, dessen jugendliche Cuticula noch nicht ganz fest geworden ist, treten größere Risse auf, die durch nachfließende, vom Zellplasma abstammende Produkte wieder geschlossen werden."

Diese Angaben stimmen zumindest für Diplopoden, speziell *Iulus*-Arten, keineswegs. Die „zarten Kanäle" treten als zwei verschiedene Elemente bei den hier untersuchten Tieren auf: einmal sind es die zum Zellinnern gehörenden Vertikalfasern und zweitens die über der Zellwand stehenden homogenen Stränge, die im Querschnitt kanälchenartig erscheinen, eigentlich aber ganze Wände sind. Jedenfalls sind sie Strukturelemente; daß sie ihre Entstehung auftretenden Rissen verdanken, widerspricht völlig den hier erhaltenen Untersuchungsergebnissen. Der fein geregelte Balkenwechsel, sowie alle sekundären Strukturen (vgl. S. 500) dürften im Gegenteil das Zerreißen des Teguments, noch dazu zu regelmäßigen Mustern, verhindern.

Aus der bisherigen Untersuchung ging hervor, daß Stellen im Tegument, die mechanischen Veränderungen wie Druck und Durchbiegung ausgesetzt sind, die Vertikalfasern vermissen lassen. Sie dürften also als versteifende Elemente angesehen werden.

Ob bei anderen Bildungen des Diplopodenteguments, wie den Cornealinsen der Ocelle, die ebenfalls keine Vertikalfasern aufweisen, die Deutung zutrifft, soll im folgenden untersucht werden.

Die Linsen und Sehzellen.

Am Kopf gehen die Schichten des Teguments kontinuierlich in die Bildung der Linsen über.

Graber beschreibt 1879 Porenkanäle, die die Linse von *Iulus sabulosus* (*Schizophyllum sabulosum*) durchziehen sollen. Er weist besonders darauf hin, daß es sich um Poren „und keineswegs bloß um schwächer lichtbrechende Streifen bzw. um den Ausdruck einer Faserstruktur handelt, denn die freie Fläche zeigt dasselbe punktierte und gestrichelte Aussehen, wie man es an den meisten dickeren Cuticularmembranen zu finden pflegt und auf die Mündung sehr feiner Poren zurückführt".

Grenacher (1880) hat bei seinen Untersuchungen an *Glomeris*, *Iulus* spec. u. a. keinerlei Vertikalstreifung in der Linse wahrgenommen; er zeichnet Drüsengänge und ganz feine Elemente in die Räume zwischen den Linsen ein. Auch bei Hesse, 1901, wird von einer Vertikalstruktur nichts erwähnt.

Bei den hier untersuchten Tieren konnte in keinem Fall eine Fortsetzung der Vertikalfasern durch die Linse festgestellt werden. Im Querschnitt sowie in der Aufsicht ist die Grenze zwischen der freien und porenhaltigen Zone scharf. Das Chitin der Linsen fällt durch homogene Beschaffenheit und geringere Affinität zu Farbstoffen gegenüber dem angrenzenden Chitin auf. In wenigen Fällen ließ sich der Abdruck der Matrixzellen über die Linsenwölbung hin verfolgen; im allgemeinen hörten die Strukturen am Rand der Linse auf.

Graber muß folgendermaßen zu seiner Annahme gekommen sein: er hat Linsen, die erst vom Rand her angeschnitten und also noch von Vertikalfasern durchzogen waren, mit Schnitten durch die Mitte kombiniert. Dazu stimmt auch seine Meinung von einem zweischichtigen Epithel: Glaskörper und Retina. Bei Randschnitten durch stark konische Linsen wird die kegelumhüllende Epidermis in ein bis zwei Zellagen getroffen. Solche Bilder treten in meinen Präparaten häufig auf; allerdings können in diesem Fall die zugehörigen Sehzellen nicht getroffen sein.

Wie die abwechselnd helle und dunkle Streifung beweist, bleibt auch in der Linse der „Balkenwechsel" bestehen. Man kann nur

nicht mehr von einem eigentlichen „Balken"-Wechsel sprechen, da ja keine Zwischensubstanzräume gebildet werden. Die „Balken" sind durch nichts voneinander getrennt, sie berühren sich allseitig, d. h. sie bilden eine zusammenhängende Schicht, in der man meist deutlich die Fibrillenbündel sieht, ähnlich der Balkenauflösung Abb. 16.

Im Zentrum der Linse verläuft in Richtung ihrer Längsachse eine auffallend helle Zone: hier ist der Anteil des Chitins geringer zugunsten des eingelagerten Kalks. Der Rhythmus der Chitinabsonderung ist in der Regel bei allen Epidermiszellen gleich, demnach enthält die Linse im allgemeinen ebenso viele Schichten wie das umgebende Tegument; aber sie sind dem größeren Durchmesser der Linse entsprechend viel breiter.

In der Mitte des Kegels ist die Kontinuität der Schichten nicht immer gewahrt; häufig wirken sie wie ineinandergeschoben, wodurch feine Nahtlinien entstehen (Abb. 28).

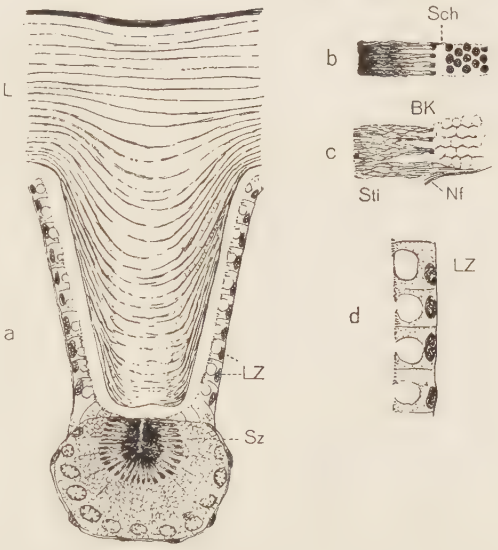

Abb. 28. *Spirob.* spec. a Ocell, b Schaltzone einer Sehzelle und Pigment, c Stiftchensaum, d lentigene Zellen.

Neben diesen allgemein zutreffenden Grundzügen des Aufbaus weisen die Linsen noch artgemäße Formenunterschiede auf. Mit den Linsen müssen notwendig auch die Sehzellen besprochen werden, die als Abkömmlinge der Epidermis ohnehin Untersuchung beanspruchen. Im morphologischen Aufbau des ganzen Auges machen sich die systematischen Unterschiede innerhalb der Ordnungen *Oniscomorpha* und *Juliformia* nur wenig bemerkbar. Prinzipiell stimmen alle Ocelle mit dem seit Grenacher bekannten Typus überein. Dagegen konnten cytologisch einige Unsicherheiten geklärt werden. Der Verlauf der Neurofibrillen innerhalb der Sehzellen wurde in einer etwas modifizierten Form gefunden, wodurch R. Hesses Auf-

fassung von den Stiftchensäumen, entgegen neueren Einwänden, nur bestätigt wird. Für die den Linsenkegel umhüllenden Zellen, die als Sehzellen mit verkürzten Stiftchensäumen galten, ergaben sich andere Funktionen, was ohne Kenntnis der Strukturbildung des Teguments schwerlich hätte festgestellt werden können. Ihren Sehzellencharakter hat man dadurch gestützt, daß die Basalkörner aus den Sehzellen in die Kegelhüllzellen übergehen und außerdem die unteren Zellen gewisse Fortsätze aufweisen, die als Nervenfasern gedeutet wurden. An dem brasilianischen *Spirob.* spec., der etwas größer als unsere größten einheimischen Arten ist, ließ sich nachweisen, daß die Kegelhüllzellen keine Sinnes- bzw. Sehzellen sein können.

Spirob. spec.

Die Ocelle bilden einen quadratischen Komplex, sind nahezu gleich groß und stehen so dicht, daß sich ihre Linsen gegenseitig sechseckig abplatten. Die Gesamtheit der Ocelle divergiert in einem Winkel von etwa 115° in der Senkrechten, etwas weniger in der Wagerechten.

Nach außen ist die Linse eines einzelnen Auges kräftig konvex gewölbt, ins Innere ragt sie als langer Zapfen hinein (Abb. 28a). Die Innenfläche ist meist abgeplattet wie der Boden eines „Becherglases“ (Hesse), jedoch deutet eine leichte Schrumpfung auf eine geringe linsenartige Vorwölbung hin. In der Linsenmitte schieben sich die Schichten ineinander. Als Ausnahme bildet *Spirob.* spec. die Linse, indem das letzte Drittel zusätzlich angelagert wird. So enthält die Linse hier etwa ein Drittel mehr Schichten als das Tegument (Abb. 28a u. 33). Bei Färbung mit Kongorot fallen die angelagerten Linsenschichten durch gelbliche Tönung auf, mit Eisenhämatoxylin färben sie sich völlig dunkel bis auf einen hellen lichtbrechenden peripheren Rand. Um festzustellen, ob es sich hier um Chitin handelt, das vielleicht nur durch größeren Wassergehalt in den Intermicellarräumen ein anderes physikalisches Verhalten zeigt, wurde die Chitinreaktion nach P. Schulze gemacht:

Dabei ergab der hyaline Rand keine Reaktion, er war nur leicht gelb gefärbt, während alle übrigen Schichten ohne Unterschied den rötlich-violetten Ton zeigten.

Die Epidermis umhüllt den Kegelmantel und setzt sich sogar am Boden noch ein Stückchen fort (Abb. 28a). Ihre Zellen sind hier fast quadratisch und äußerst plasmaarm. In manchen Präpa-

raten enthalten sie, ähnlich wie alte Pflanzenzellen, eine einzige große Vakuole. Im proximalen Teil der plasmatischen Randpartien liegt der Kern. Die Zellen erinnern auffallend an die des frisch gehäuteten *Tachypodoiulus albipes*, die noch im Begriff sind, das Tegument abzuscheiden (Abb. 4). Ihre distalen Flächen sehen leicht aufgefasert aus, nur sind die Fortsätze feiner, als die der *Tachypodoiulus*-Zellen. Das steht mit ihrer Funktion im Einklang. Diese sind Tergitbildungszellen; die Fortsätze sind die abgerissene Zwischensubstanz. Jene (*Spirob.* spec.) bilden die Linse, bei der ja Zwischensubstanz- und Balkenbildung wegfällt; die Oberfläche scheidet also gleichmäßige Fibrillenbündel ab. Da nun das neugebildete Chitin stärker färbbar ist, sehen diese feingefaserten Ränder einem Stiftchensaum mit verkürzten Fibrillen tatsächlich ähnlich. (Es kommen aber im Laufe dieser Arbeit Argumente zusammen, die die Annahme ihres Sehzellencharakters widerlegen.)

Am Kegelboden werden die Epidermiszellen immer unscheinbarer, schließlich ist kein Kern mehr festzustellen, sondern nur noch stehengebliebene Zellreste. Bis zum Zentrum des Kegels reichen sie in keinem Falle.

Abb. 29. *Spirob.* spec. Zusammenschluß der Ocelle (Schema).

Proximal hängt der Sehzellenkomplex wie ein kleines kugeliges Körbchen an der Epidermis, jedoch durch eine dünne Membran, das Neurilemm, deutlich von ihr abgesetzt. Das Neurilemm begleitet vom Gehirn aus den Nervus opticus, umhüllt den ganzen Sehzellenkomplex und schließt so den Stiftchensaum gegen die Linse ab. Die Wichtigkeit des gänzlichen Abschlusses, der bis jetzt nicht beachtet wurde, zeigt sich bei den weiter unten beschriebenen Häutungserscheinungen. Das Neurilemm enthält vereinzelte spindelförmige Kerne, die im selben Präparat gegen die Sehzellenkerne so stark gefärbt sind, daß man keine Struktur in ihnen erkennt. Der Teil, der die Sehzellen gegen die Linse abschließt, ist feiner und kernfrei. Zwischen den Ocellen bildet es Brücken — d. h. das Neurilemm ist gewöhnliches Bindegewebe, das jenen Namen nur führt, wenn es Nervengewebe umhüllt. Es schließt sich auch proximal an die Basalmembran an und erweckt so den Anschein, als ob in dieser Kerne enthalten seien.

Im Gegensatz zu den vakuolisierten Epidermiszellen weisen die Sehzellen eine gleichmäßige Schaumstruktur auf mit vereinzelten

festeren Einschlüssen an den Knotenpunkten der Polyeder. Die plasmatische Beschaffenheit ließ sich bei Fixierung mit Sublimat-Eisessig am besten erkennen. Bei dieser Konservierung zeigen die Kegelhüllzellen keine Vakuolenbildung, was allerdings auch auf einen anderen physiologischen Zustand des Individuums zurückgeführt werden kann. Die Linsenbildung ist hier vielleicht abgeschlossen, die Zellen haben sich wieder erholt — oder es handelt sich um eine Ruhepause in der Chitinabscheidung. Über den Chitinbildungsprozeß liegen noch keine Untersuchungen bei Diplopoden vor — wahrscheinlich wegen der Schwierigkeit, Tiere in genau bestimmbaren Häutungsphasen zu beschaffen (vgl. Material und Methoden S. 485). Dennoch unterscheiden sich auch hier beide Zellgruppen voneinander, indem die Sehzellen eine viel gröbere Wabenstruktur zeigen.

Die Stiftchensäume.

Die Ausbildung der lichtrezipierenden Elemente weicht bei dieser Form vom bekannten Typus ab: die Plasmawaben behalten ihre Form am distalen Ende, d. h. an der Übergangsstelle in den Stiftchensaum bei (Abb. 28 c). Sie nehmen keine senkrechte Einstellung zur Oberfläche ein, bilden also keinen Alveolarsaum. An ihren Kanten und Knotenpunkten entspringen aus deutlichen Verdickungen, den Basalkörnern, pinselartige Büschel von Neurofibrillen. Zu einer Zelle gehören 9—12 Büschel; sie liegen in einer hyalinen Substanz eingebettet. Die Stiftchen sind hier sehr zarte Gebilde, die nicht genau parallel liegen, sondern ein feines Flechtwerk innerhalb eines Büschels bilden (Abb. 28 c). Da aber der Gesamtkomplex der Fibrillen starr und durch das Fixieren und Schneiden nie in seiner Lage verändert ist, muß die hyaline Hüllmasse stützende Funktion haben (Demoll 1917 glaubt an optische Funktion. Eins schließt das andere nicht aus). Ich möchte sie der Zwischensubstanz im Tegument vergleichen. Im allgemeinen ist der Stiftchensaum gleich nach dem Austritt aus der Sehzelle weniger stark färbbar, so daß man hier eine deutliche Streifung, d. h. den Wechsel von Stiftchen und Zwischensubstanz, wahrnimmt. Im distalen Teil dagegen erscheinen sie oft stark gefärbt und miteinander verklebt, wie etwa ein Insektenrhabdom. Diese Undurchsichtigkeit scheint aber nicht im nervösen Apparat zu liegen, sondern von der Zwischensubstanz hervorgerufen zu sein, die wohl auch das stärkere Lichtbrechungsvermögen verursacht.

Die Neurofibrillenbüschel vereinigen sich proximal zu einem konvergierenden Strang, der in der Achse der Zelle verläuft. Seine Elemente sind vollkommen gerade gestreckt, ohne durch die Waben in ihrer Richtung gestört zu werden. Daneben konnte man an der Oberfläche der Zelle parallele, im Trockensystem ebenfalls feine gerade Linien sehen, die ich zunächst für die Neurofibrillen hielt. Bei starker Immersion zeigte es sich jedoch, daß es sich um die Wabenkonturen handelt, die Filarsubstanz, die sich in der Längsrichtung der Zelle verdickt hat — analog der Balkenbildung des Chitins bei *Sphaerotherium*.

Die Pigmentierung des Ocells liegt, abgesehen von den Kegelhüllzellen allein in den Sehzellen; besondere Pigmentzellen wurden nicht gefunden. Die Sehzellenkerne sind sehr groß, sie kommen fast dem Durchmesser der Zelle gleich. Ihr Chromatin ist in kleinen Bröckchen hauptsächlich peripher angeordnet, ein Lininnetz ist nicht immer deutlich zu sehen.

Bei *Spirob.* spec. war noch eine Erscheinung zu beobachten, die bei keiner anderen Form auftrat. Der Raum zwischen den Ocellen ist mit Körperflüssigkeit angefüllt, während er sonst von Drüsenzellen und den verdrängten Resten der lentigenen Zellen eingenommen wird. Die zwischen den Linsen ausmündenden Drüsen erstrecken sich nur wenig in das Innere hinein.

Als wichtigstes Ergebnis sei noch einmal hervorgehoben, daß sich die kegelumhüllenden Zellen stark von den Sehzellen unterscheiden. Die Struktur des Plasmas ist feiner als bei den Sehzellen. Sie zeigen gewisse Verbrauchserscheinungen; am freien Ende des Kegels sind sie am stärksten erschöpft. Es konnten keine in den Sehnerven übergehende Fortsätze gefunden werden, und schließlich sind sie durch das Neurilemm von den Sehzellen abgetrennt.

Diese Gründe machen es sehr wahrscheinlich, daß die betreffenden Zellen keine Sehzellen, sondern einfach Linsenbildungszellen sind. Wenn nun zwar bei den kleineren Formen diese Unterschiede zwischen den Seh- und lentigenen Zellen nicht alle so deutlich nachgewiesen werden konnten, so scheint doch der Befund an zwei Tieren kurz nach der Häutung (*Tachypodoiulus albipes* und *Pachyiulus flavipes*) die Annahme zu bestätigen.

Tachypodoiulus albipes und *Pachyiulus flavipes* (Larve).

Die Tiere sind in zwei aufeinanderfolgenden Stadien nach der Häutung fixiert. *Tachypodoiulus* hatte, wie schon erwähnt, die Exuvie zu einem Viertel verzehrt, *Pachyiulus* schon zu zwei Dritteln. Das

Chitin ist bei diesem ca. 5 μ dicker, ebenso zeigen die Linsen stärkere Wölbungen.

Auffallenderweise stimmen beide Formen darin überein, daß der gesamte Sehzellenkomplex abgeflacht ist (Abb. 30 u. 31) und sich kaum über das gewöhnliche Maß der Epidermiszellbreite hinaushebt. Bei *Tachypodoiulus* scheint der einzelne Ocell seine ursprüngliche Form verloren zu haben und stark in die Breite gegangen zu sein wie unter einer Druckwirkung. Der Längsdurchmesser beträgt nur noch die Hälfte des Querdurchmessers. Eine Membran umhüllt das Einzelauge und setzt dadurch die Sehzellen von der Epidermis mehr oder weniger deutlich ab. Die histologische Differenzierung ist bei diesem Individuum in der Ocellgegend sehr gering, während sie an anderen Stellen, z. B. im Mitteldarm, gut ist. Das wird mit der Beteiligung der betreffenden Stellen an der Häutung zusammenhängen. (Verhoeff hat über die außerordentlichen Schwierigkeiten der Diplopoden- insbesondere Chilognathenhäutung im Bronn, Dipl. I ausführlich berichtet. Er bezeichnet sie als „verwickelte und die Tiere sehr erschütternde Vorgänge, die man daher als periodische, normale Krankheit bezeichnen kann".) Auf die starken Umbildungsprozesse ist also wohl die Auflösung der Zellstrukturen zurückzuführen.

Abb. 30. *Tachypodoiulus albipes.* Ocelle kurz nach Abwerfen der Exuvie.

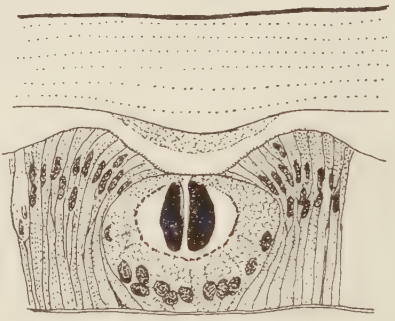

Abb. 31. *Pachyiulus flavipes.* Ocelle kurz nach Abwerfen der Exuvie. Die Stiftchensäume haben sich infolge der Vorbehandlung von den Sehzellen losgelöst.

An manchen Stellen läßt sich, jedoch nicht besonders deutlich, erkennen, daß die Epidermiszellen den Sehzellenkomplex von der Seite her umgreifen. Ihre dunklen Kerne liegen etwas über der Mitte und zeigen keinerlei Struktur. Bei *Pachyiulus* hat der Ocell seine normale fast kugelige Gestalt — bzw. er hat sie wieder. Die Epidermiszellen umgreifen ihn sehr weit, jedoch ohne in der Mitte zusammenzutreffen.

Die Linsen zeigen alle an ihrem proximalen Ende einen färbbaren Anhang, der ähnlich dem Plasma strukturiert ist. Es muß sich um in Bildung begriffene Linsensubstanz handeln, die sich durch Färbbarkeit und Struktur noch von den fertigen Chitinlagen unterscheidet. Es fehlt ebenfalls die endgültige regelmäßige Form: die stärkste Abscheidung liegt an den Seiten, während die fertige Lamelle über dem Linsenboden am stärksten ist. Wenn dies nicht ein Kunstprodukt ist, muß man annehmen, daß das Chitin in diesem Stadium noch veränderlich oder formbar ist.

Die Befunde an nur zwei gehäuteten Individuen können wenig Anspruch auf Allgemeingültigkeit machen. Immerhin scheint das Herunterrücken der lentigenen Zellen in die Sehzellenebene bei beiden Formen kein Zufall zu sein. Es soll daher im Vergleich mit einem nicht gehäuteten Auge versucht werden, den Sinn dieser Veränderung aufzuklären. Aus dem histologischen Bild der verschiedenen Phasen soll der mechanische Vorgang der Ocellhäutung, so weit es möglich ist, dargestellt werden.

Bezeichnen wir im Schema (Abb. 32) die Linsenbildungszellen vom Ocell her mit den Zahlen 1—6, so sieht man, daß bei Vergrößerung der Linse die Zelle 1 relativ wenig verändert wird, die Zellen nach 6 hin aber immer stärker in die Länge gezogen werden. Im Verlaufe der weiteren Anlagerung an die Linse werden die Zellen proximal vom Kern zu schmalen, fadenförmigen Gebilden, die den Zusammenhang mit der Basalmembran zunächst noch wahren. Bei völlig ausgebildetem Tegument hat man den Eindruck, als ob diese Zellen eine selbständige basale Begrenzung parallel zum Kegelmantel hätten. Es gelang an einigen Stellen, das Zustandekommen der scheinbaren neuen Membran zu verfolgen:

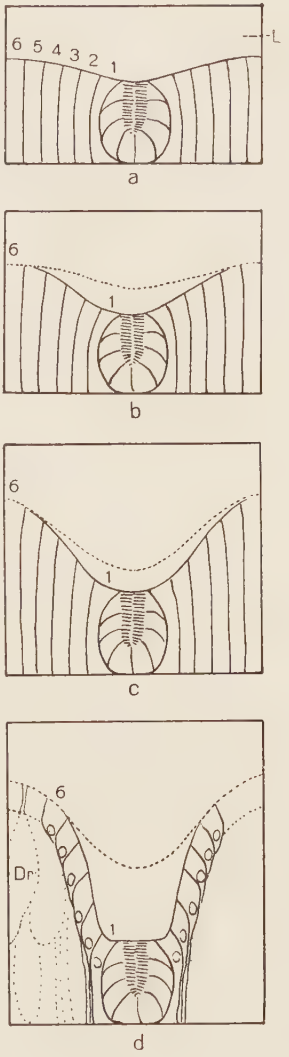

Abb. 32.
Pachyiulus flavipes.
Schema der Linsenbildung nach der Häutung.

Die Hautdrüsenzellen zwischen den Linsen, die sich kurz nach der Häutung an Ausdehnung nicht von den Epidermiszellen unterscheiden, bilden sich allmählich wieder aus und nehmen den Raum zwischen den Ocellen ein. Dadurch schieben sie die Fortsätze der lentigenen Zellen beiseite, die sich hinter dem Kern dicht aneinanderlegen (Abb. 32 d). Dabei wird die Verbindung der äußeren Zellen mit der Basalmembran meist gelöst. Von den Zellen 1, 2 und 3 dagegen konnten die Fortsätze deutlich bis zur Basalmembran verfolgt werden. Die fadenförmigen Zellfortsätze, die an die Sehzellen grenzen, legen sich diesen an, so daß die frühere Ansicht, sie für Nervenfasern zu halten, sehr verständlich wird.

Die Zahl der erkennbaren lentigenen Zellen beträgt bei *Pachyiulus flavipes* ca. 6 in Übereinstimmung mit dem gehäuteten Tier. Daraus ergibt sich, daß das Anwachsen der Linse nicht auf Vermehrung der Zellen beruht, sondern auf Streckung der Zellen, die von innen nach außen zunimmt.

Bei den anderen untersuchten Formen konnte mit Ausnahme von *Spirob.* spec. ebenfalls festgestellt werden, daß die Linsenbildungszellen mit langen fädigen Ausläufern zur Basalmembran gehen. Bei *Spirob.* spec. kann (vgl. S. 513) von einer Verdrängung der Zellreste durch Drüsen nicht die Rede sein. Da von dieser Art kein gehäutetes Tier zur Verfügung stand, ließ sich nicht feststellen, ob die Linsenbildung hier ebenso vor sich geht. Hier scheint die Verbindung zur Basalmembran endgültig gelöst zu sein, was mit der absoluten Länge der Linse (ca. 100 μ) zusammenhängen kann. Die Rißstellen sind hinter dem Kern durch die plötzliche Verschmälerung vorgebildet, und es bedarf nicht einmal mehr der Neubildung einer proximalen Membran.

Wenn sich das Tier nun zur Häutung anschickt, müssen (vgl. S. 484) im Auge weitgehende Veränderungen getroffen werden: zunächst die Erweichung des Teguments, d. h. die Auflösung des Kalks (auf einem bis jetzt noch unbekannten Wege, durch unbekannte Säuren, vielleicht Harnsäure. Vgl. Bronn, Dipl. I). Da die Linse viel Kalk enthält, wird ihr Volumen nach der wenigstens teilweisen Auflösung bedeutend geringer. Die Tatsache hätte allein noch keinen Wert, wenn nicht durch den lockeren chitinigen Aufbau ein Zusammendrücken der Lamellen möglich wäre. Bei der Behandlung mit Diaphanol ist bei stark kalkhaltigen Linsen stets eine erhebliche Schrumpfung festzustellen, während die Räume zwischen den Linsen noch ziemlich straff sind (Abb. 33). Die Schrumpfung beginnt an

den Stellen, wo die Vertikalfaserbildung aufhört. Damit ist eine Funktion der Vertikalfasern sichergestellt: sie geben dem Tegument in senkrechter Richtung Festigkeit. Bei einer Exuvie von *Cylindroiulus teutonicus* zeigen die mittleren und hinteren Linsen des Ocellkomplexes eine fast völlige Schrumpfung des Zapfens (Abb. 34).

Das Fehlen der Vertikalfasern in der Linse wird neben seiner optischen Bedeutung nun ein weiterer Faktor, der die Häutung ermöglicht.

Der dritte Schritt wird jetzt von den lentigenen Zellen eingeleitet, indem sie eingeebnet werden, oder anders ausgedrückt, sich von den Linsen zurückziehen (Abb. 30). Damit wird die gesamte Augenoberfläche eine einzige Wölbung. Der starke Binnendruck des in der Häutung befindlichen Tieres preßt die Linsen völlig heraus.

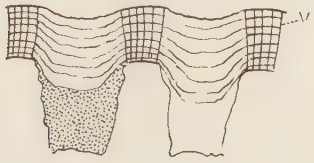

Abb. 33. *Spirob.* spec. Linsen, durch starke Entkalkung geschrumpft. Die Schichten des punktierten Teils kommen nur der Linse zu, nicht dem Tegument.

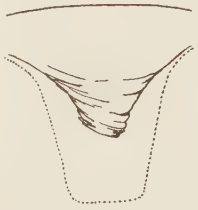

Abb. 34. *Cylindroiulus teutonicus.* Linse einer Exuvie (z. Vgl. eine intakte L. punktiert).

Dabei ist es günstig, daß die Sehzellen gänzlich durch das Neurilemm abgeschlossen und so vor Verletzungen sicherer sind. Unterdessen hat die Neubildung des Teguments unter der alten Cuticula begonnen, und der Kopf kann aus der alten Hülle herausgezogen werden.

Talomorpha hilaris.

Bei *Talomorpha hilaris* ist der Zusammenschluß der Augen zu einem ocellären „Komplexauge" am weitesten fortgeschritten. Durch die geringere Divergenz der Ocelle (Abb. 37) bleibt wenig Raum für das Drüsen- und Epithelgewebe übrig, so daß die Reste der lentigenen Zellen zwischen zwei Linsen nur noch in einem oder wenigen Strängen zur Basalmembran hinuntergehen (Abb. 36). Ihre Kerne liegen wie ein Fächer in den kleineren Linsenzwischenräumen. Der Sehzellenkomplex bildet im Querschnitt ein langgestrecktes,

stark zusammengedrücktes Oval. Die Sehzellen tragen in ihrem oberen Drittel den Stiftchensaum. Merkwürdigerweise sind keine horizontalen Zellgrenzen zu sehen, sondern nur senkrechte unterhalb des Stiftchensaumes. Da Fixierungen mit Carnoy sowie mit Sublimat-Eisessig das gleiche Bild zeigten, kann ich nicht an ein Kunstprodukt glauben.

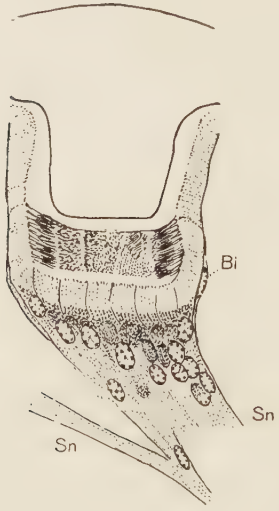

Abb. 35. *Talomorpha hilaris.* Ocell, Breitseite. Links geht ein Nervenstrang ab zu einem anderen Ocell.

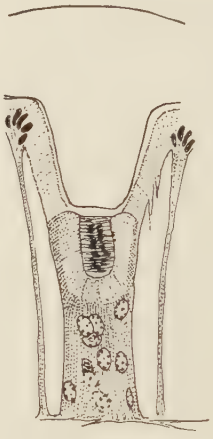

Abb. 36. *Talomorpha hilaris.* Ocell, Schmalseite.

Abb. 37. *Talomorpha hilaris.* Zusammenschluß der Ocelle (Schema).

Die den Augenboden bildenden Zellen tragen kurze Stiftchen parallel zur Augenachse. Etwa 4,5 μ unter den Stiftchen liegen ihre großen Kerne in einer Ebene. Der Teil, der die seitlichen Stiftchen trägt, weist in dieser Ausdehnung weder Zellgrenzen noch Kerne auf. Das kann sich nur so verhalten, daß statt mehrerer Zellen, die sich sonst mit dem distalen Ende senkrecht zur Augenachse stellen, hier eine einzige Zelle auftritt, die ihr zur Mitte geneigtes Ende stark verbreitert hat. Dadurch erscheinen die Stiftchen an die Seite gerückt. Die Kerne dieser Zellen liegen auf verschiedenem Niveau, aber auch mindestens 4,5 μ unter dem Augenboden.

Damit zeigt der Ocell von *Talomorpha hilaris* einen erheblichen Unterschied gegen den anderer Vertreter der Iuliformia. Durch den seitenständigen Stiftchensaum ist eine Parallele zum Rhabdom der Krebse und Insekten gegeben. Der relativ gute Zusammenschluß der Ocelle läßt auf bessere Ergänzung der Sehfelder schließen als bei den vorigen Arten, so daß mit der Möglichkeit eines unvollkommenen Bildsehens zu rechnen ist.

Die anderen untersuchten Tiere

Cylindroiulus teutonicus, Schizophyllum sabulosum,
Cylindroiulus silvarum, Leptoiulus proximus proximus,
Mastigophorophyllon saxonicum

ergaben nichts Neues. Bei

Iulus scandinavius

fanden sich neben Basalkörnern (Abb. 38 a) Verdickungen an den distalen Enden der Sehzellgrenzen (Abb. 38 b).

Die folgende Gruppe mit

Cylindroiulus nitidus, Cylindroiulus occultus und *Leptophyllum nanum*

zeigt einen anderen Linsenaufbau: die Außenwölbung des einzelnen Linsenkegels geht verloren (für *Cylindroiulus nitidus* bereits bekannt). Bei *Cylindroiulus nitidus* ist außerdem die Wölbung der Gesamtheit der Ocelle sehr schwach; die Achsen der Linsen divergieren kaum. Bei *Cylindroiulus occultus* und *Leptophyllum nanum* liegen die Augen im Gegenteil auf halbkugeligen Vorwölbungen des Kopfes, so daß der Wegfall der Einzelwölbung ausgeglichen wird.

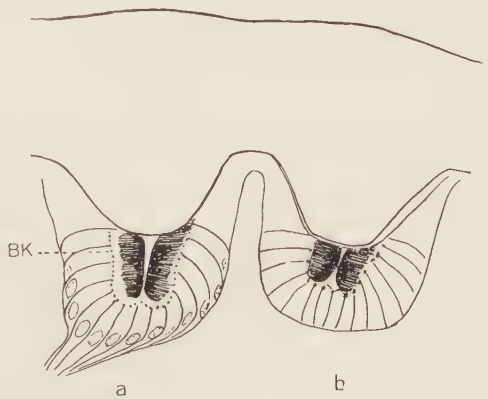

Abb. 38. *Iulus scandinavius.* Ocelle.

Zur Entscheidung, ob die Außenwölbung der einzelnen Linse vorhanden ist oder fehlt, kann nicht das Schnittbild herangezogen werden, wie die vorherigen Beispiele nach der Entkalkung zeigten, sondern nur das lebende Tier. Bei allen drei Formen bildet der

Ocellkomplex eine glatte schwarze Fläche und nur die Lage des Pigments läßt bei mikroskopischer Vergrößerung die einzelnen Ocelle erkennen.

Verhoeff fand (vgl. Bronn II, p. 1163), daß innerhalb einer Familie, Gattung und sogar Art die oberirdisch lebenden Formen wohlausgebildete Ocelle haben können, die subterranen und cavernicolen Formen in der Regel blind sind. Daneben gibt es Übergänge mit mehr oder weniger reduzierten Augen bei Tieren, die „mehr subterran" leben, etwa in oberen Fallaubschichten oder Baummulm. Für die Verkümmerung lassen sich drei Kriterien aufstellen: Schwund des Augenpigments, Abplattung der Cornealinse oder Verminderung der Ocelle.

Unter meinem Untersuchungsmaterial sind drei Formen mit abgeplatteten Linsen, also reduzierten Sehorganen, vertreten. Hierin eine Anpassungserscheinung im Sinne der Progression „oberirdische", „mehr subterrane", „subterrane", „cavernicole" Lebensweise zu sehen, ist aus folgenden Gründen erschwert: *Cylindroiulus occultus* fand sich häufig in demselben Biotop (an synanthropen Orten unter Steinen) mit *Cylindroiulus teutonicus* vergesellschaftet, *Cylindroiulus nitidus* wurde mit *Unciger foetidus* an demselben Fundort beobachtet; reduziertäugige Formen somit unter denselben Bedingungen wie Formen mit hochdifferenzierten Ocellen. Die Begriffe „mehr subterran" und „subterran" sind zu wenig fest umrissen, als daß man ihren Einfluß als Umweltsfaktoren eindeutig einsehen könnte. Es leuchtet schwer ein, daß tiefere Laubschichten gegen weniger tiefe geeigneter sein sollen, die Rückbildung der Augen zu beeinflussen.

Neben der morphologischen Reduktion läßt sich aber bei *Cylindroiulus occultus* und *Leptophyllum nanum* eine Verbesserung, nämlich eine Vergrößerung des Gesichtsfeldes auf ca. 125° feststellen. Während der Sehzellenkomplex bei *Cylindroiulus occultus* normal gebaut ist, erfährt er bei *Cylindroiulus nitidus* eine Verminderung der Sehzellenzahl pro Ocell (die Größe einer Sehzelle ist bei allen Formen gleich; der Querdurchmesser beträgt in Höhe des Kerns 3,4 μ).

Die Variabilität der Sehorgane scheint gegen eine gerichtete Rückbildung zu sprechen. Es ist also nicht sicher, daß die „Reduktionserscheinungen" alle auf die gemeinsame Basis der funktionellen Anpassung zu stellen sind. Vielleicht liegt die Antwort auf einem anderen Gebiet: die alte Tiergruppe der Diplopoden ist durchaus nicht stabil, das zeigt die Mannigfaltigkeit an Rassen, Variationen. So könnten die Abänderungen der Augen, die ihre Träger in keiner

Weise in ihren Lebensgewohnheiten hemmen oder fördern, einmal von der genetischen Seite her geprüft werden. Denn neuere Untersuchungen an Varianten von *Asellus aquaticus* (und wahrscheinlich auch an *Hypogastrura armata*) von Kosswig zeigten deren rein genetische Natur. Mit gleichen Ergebnissen wurde an der Landschnecke *Cerion* gearbeitet, allerdings nur an wenigen Generationsfolgen.

Neben der Gruppe der Proterandria wurden einige Vertreter der Opisthandria untersucht:

Sphaerotherium ancillare.

Die Ocelle sind nicht wie bei den Iuliformia in Serien geordnet, sie liegen vielmehr verstreut und lassen viel Raum zwischen sich, so

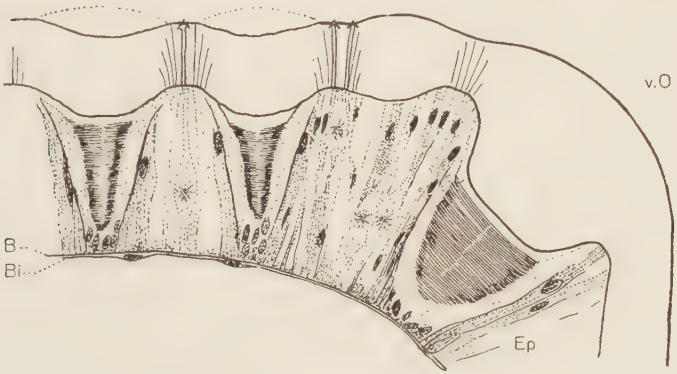

Abb. 39. *Sphaerotherium ancillare.* Ocelle.

daß man von einer sechseckigen Abplattung wie sie bei *Iulus*-ähnlichen die Regel ist, nichts wahrnimmt. Die Ocelle sind sehr ungleich groß: von hinten nach vorn nehmen sie um das Doppelte des Durchmessers zu. Ein besonders großer Ocell hat sich aus dem Verbande gelöst und ist an die vordere Kante des Antennenkraters gerückt. Das Chitin der Linse ist sehr dicht gebaut und hat durch die Entkalkung keine Schrumpfung erlitten, während alle anderen Linsen bis zur Konkavität zusammengefallen sind. Zwischen den Linsen stehen die Vertikalfasern dicht zusammengedrängt. Ihre versteifende Wirkung ist offensichtlich: vor der Diaphanolbehandlung stehen sie in den Vertiefungen zwischen den Linsen, nachher erscheinen sie wie Kraterränder zwischen den eingesunkenen Linsen (Abb. 39). Der proximale Teil der Linsen ist mehr napfförmig mit planer

Innenfläche. Das läßt sich nur an medianen Schnitten sehen; sobald die Innenwölbung linsenförmig ist, handelt es sich um Randschnitte. Abb. 40 zeigt einen solchen Randschnitt, bei dem durch Überfärben mit Eisenhämatoxylin senkrechte Strukturen in den Randpartien auftreten. Die Kontrolle im polarisierten Licht brachte prismatische Strukturen zutage, die regelmäßig übereinandergeschichet, wie Abdrücke der Matrixzellen aussehen.

Am nervösen Teil des Ocells wurde nichts Neues gefunden, ebenso schlossen sich die Augen von *Glomeris hexasticha* und *Glomeris conspersa* dem schon bekannten Typus an. Im Gegensatz zu den Iuliformia zeigen die untersuchten Oniscomorphen einen dauernden Zusammenhang der lentigenen Zellen mit der Basalmembran.

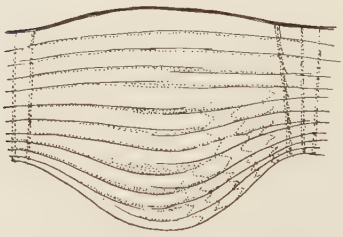

Abb. 40. *Sphaerotherium ancillare.* Linse, Randschnitt.

Ein Vergleich dieser Augen mit denen der Iuliformia zeigt einwandfrei, daß *Sphaerotherium* nicht die höchstorganisierten Augen der Diplopoden besitzt, wie in der Literatur vermutet. Es liegt zwar ein sehr lichtstarker Ocell an der vorderen Kante; bei Iuliformia, z. B. bei *Ophiiulus fallax*, liegen deren eine ganze Reihe dicht beieinander. Bezüglich der Lichtrezeption könnte die Leistungsfähigkeit gleich sein, morphologisch und entwicklungsgeschichtlich betrachtet, stehen die Augen der Iuliformia höher.

Aus dem histologischen Bau sämtlicher bisher untersuchten Diplopodenaugen muß unabhängig von ihrer Organisationshöhe mit Sicherheit mindestens ein Richtungssehen erwartet werden — bei den besser entwickelten sogar ein unvollkommenes Formensehen. Die erste Forderung wurde durch Untersuchungen von L. H. Müller 1924 an *Ophiiulus fallax*, einer Form mit gut ausgebildeten Ocellen, bestätigt; bei reduziertäugigen Arten beobachtet man ebenfalls eine (negativ tropotaktische) Orientierung zu einer gerichteten Lichtquelle. Die zweite Frage nach dem Formensehen ist vornehmlich von theoretischem Interesse und spielt für die Lebensvorgänge der Tiere — Nahrungssuche, Auffinden der Artgenossen — keine Rolle. Die Sehorgane haben in erster Linie die Aufgabe über Richtung des Lichteinfalls zu orientieren, um die entsprechende Beantwortung erfolgen zu lassen, wozu die morphologisch verschiedenwertigen Augen, wie es scheint, in gleichem Maße befähigt sind.

Im Umkreis des Komplexes der ausgebildeten Ocelle finden sich meist Zellen, die in der plasmatischen Struktur den Sehzellen ähneln und ebensolche Kerne haben. Es sind wahrscheinlich noch nicht ganz differenzierte Sehzellen, die nach einer späteren Häutung erst voll ausgebildet sind. Für Iuliden ist bekannt, daß die Ocelle mit den aufeinanderfolgenden Häutungen eine fortgesetzte Vermehrung erfahren, schematisch ausgedrückt von 1, 2, 3 auf 5, 7, 9, bis die endgültige Zahl erreicht ist (Bronn, p. 368). Ob auch bei reifen Tieren mit den Häutungen die Ocelle vermehrt werden, ist meines Wissens nicht untersucht, aber wahrscheinlich; denn die „endgültige" Zahl ist nicht konstant. Die fertig ausgebildeten Tiere wachsen noch nach Häutungen (Bronn, p. 116), und um die relative Größe des Gesichtsfeldes zu behalten, müßte eine Ocellvermehrung stattfinden. Interessant wäre es, zu erfahren, wie die neugebildeten Ocelle den Anschluß ans Gehirn finden. Ein einzelner Befund an *Talomorpha hilaris* (Abb. 35) deutet vielleicht die Richtung an: die Nervenzellen zweier Ocelle ziehen gemeinsam zum Ganglion opticum. Die noch undifferenzierten Zellen könnten also von vornherein eine indirekte Beziehung zum Gehirn haben, indem sie an einen Ocellstrang angeschlossen sind und sich bei Bedarf herausdifferenzieren.

Die lockere, zentrale Zone der Linse ist aus ihrer Entstehungsweise verständlich geworden. Die ersten Stadien der Linsenbildung konnten zwar nicht beobachtet werden — es läßt sich also nicht sagen, ob sich die Epidermiszellen vor der Häutung von allen Seiten über den Sehzellenkomplex so weit vorwölben, bis sie in der Mitte zusammentreffen. Das regelmäßige „Zell"-muster an der Oberfläche der Linse von *Cylindroiulus nitidus* ließe das vermuten. Kurz nach der Häutung schließen sie jedenfalls nicht zusammen; dennoch zeigt sich der neugebildete, noch nicht differenzierte Anhang (Abb. 31) als gleichmäßiges, zusammenhängendes Gebilde. Das Chitin muß also nach der Mitte „fließen" können; die Entstehungsweise der Linse spricht demnach für die Sekretion des Chitins. Die häufig vorkommenden „Nahtlinien" (vgl. S. 509) würden dem nicht widersprechen.

Man vergleiche in diesem Zusammenhang die Tegumentbildung (Abb. 4). Die Zellen sind stark vakuolisiert. Von den Kernen ziehen deutlich färbbare Stränge zum Tegument, die einzeln oder zu mehreren in die trichterförmigen Erweiterungen eindringen. Nach den auf S. 490 beschriebenen Befunden liegt das Chitin in den distalen Schichten konzentrisch um einen Fortsatz. Daraus wäre zunächst zu entnehmen, daß es sich örtlich, zwischen den Fortsätzen bildet.

Da aber zwischen den vom Kern ausgehenden Strangbündeln, und niemals zwischen den Strängen selbst, die Vakuolen liegen, ist es auch denkbar, daß die Abscheidung des Chitins zentralisiert ist; es müßte dann die Vertikalfasern umfließen. Die Lage der Vakuolen distal vom Kern dürfte für ihre Funktion als Sammelstellen sprechen.

In einem Präparat von *Spirob.* spec. fand sich in einer Serie am Collum eine ausgedehnte Stelle, wo zwischen Chitin und Epidermis eine mit Eosin schmutzig färbbare, in der Struktur dem Chitin ähnliche Schicht (n. Ch.) eingelagert war (Abb. 41). Der Farbton gleicht dem des Linsenanhangs (Abb. 31); danach ließe sich auf neue, noch nicht ganz differenzierte Schichten schließen. Sämtliche Sekretkanäle bilden in dieser Zone eine ansehnliche Schlaufe, die wahrscheinlich mit dem noch nicht beendeten Streckungszug des neugebildeten Chitins zusammenhängt.

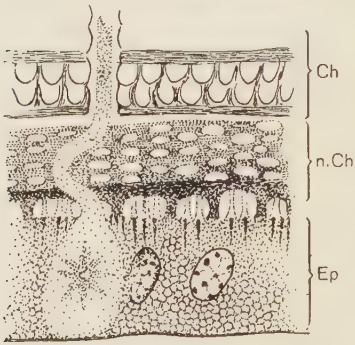

Abb. 41. *Spirob.* spec. Kopf quer geschnitten, neue Chitinlagen.

Die Matrixzellen haben hier nur am distalen Ende eine große Vakuole, das Plasma zeigt auch stärker färbbare Streifen. Die Vakuolenbildung und die streifige Anordnung des Plasmas dürften charakteristisch für die in Arbeit (aufbauend oder abbauend) begriffenen Matrixzellen sein.

IV. Die Hautdrüsen.

Bau: Die Frage nach dem Wesen der „Kanälchen" (vgl. S. 484) hat sich dahin entschieden, daß die Vertikalfasern ein konstruktives Element darstellen, während die „Kanäle" auf S. 491 vorwegnehmend als Leitungsrohre für Nerven und Drüsen bezeichnet wurden. Die Hautsinnesorgane sind 1916 von Fuhrmann an den Antennen untersucht worden und weisen anscheinend eine große Gleichförmigkeit auf. Sie stehen auch außerhalb der hier aufgeworfenen Frage nach Häutung und Hautatmung. Ihre Kanäle nehmen an Größendurchmesser die erste Stelle ein, dann folgen die weit kleineren Drüsenkanäle. Beiden kommt eine besondere Wandung zu, die aus konzentrisch gelagerten Fasern bestehen dürfte.

Die Drüsen sind bis auf eine Ausnahme (*Sphaerotherium*) nicht besonders kompliziert gebaut, aber bei weitem nicht so einfach, wie

bisher angenommen wurde. Die von Silvestri für *Glomeris connexa* beschriebenen Drüsen verlängern sich in einen Ausführgang, der sich distal oval erweitert und dann mit einem feinen Kanal ausmündet (Silvestri, Anatome 1903). Es ist weder ein besonderer Kanal im Chitin, noch ein eigentliches Sekretkanälchen dargestellt, wie die hier untersuchten Formen durchgehend aufweisen. Zu der Beobachtung, daß die Drüsenausfuhrgänge zwischen mehreren Zellfeldchen ausmünden (Abb. 42 a), kamen zwei weitere Feststellungen: Mündung innerhalb eines Zellfeldchens auf der Epicuticula (Abb. 43 b; c) und auf der Grenzlinie zwischen nur zwei Feldchen (Abb. 42 b). Die

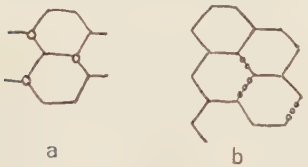

Abb. 42. Verschiedene Drüsenmündungen (Schema).

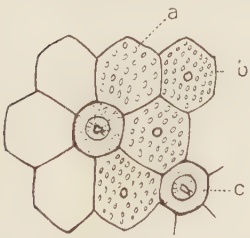

Abb. 43. *Sphaerotherium ancillare.* Epicuticula mit Drüsenmündungen in Aufsicht.

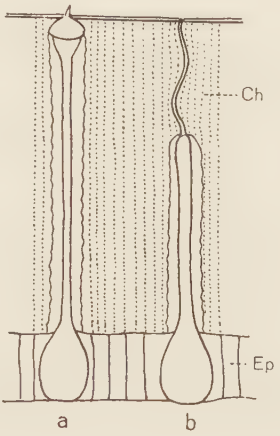

Abb. 44. *Sphaerotherium ancillare.* Drüsen. Tegument im Querschnitt (Schema).

Mündung innerhalb eines Zellfeldchens wurde bei *Sphaerotherium ancillare* beobachtet. Bei Aufsicht auf die Epicuticula (Abb. 43) sieht man das durchscheinende Zellmosaik von drei verschiedenen Strukturelementen durchzogen. Entweder (a) ist es von vielen Punkten gleichmäßig durchsetzt — den oben beschriebenen durchscheinenden Endkölbchen der Vertikalfasern —, oder in der Mitte eines Feldchens tritt eine Porenöffnung auf, die entweder einfach ist (Abb. 43 b; 44 b) oder einen glockenförmigen Aufsatz mit einem Dörnchen trägt (Abb. 43 c; 44 a). Beide Porenmündungen gehören zu Hautdrüsen. Der in der Epidermis gelegene Teil beider Drüsen ist anatomisch sowie in den Größenverhältnissen gleich. Die Form variiert; meist ist es eine

Blase, die selten aus dem Verbande der Epidermis proximal hinausragt (Abb. 45), häufig auch ein in die Breite gezogenes Gebilde (Abb. 46). Jede Blase enthält eine Anzahl Kerne, die ihre mehr oder weniger bestimmten Plasmabezirke haben, die gelegentlich durch Brücken verbunden sind (Abb. 45), so daß es sich nicht genau entscheiden läßt, ob es sich um mehrzellige oder mehrkernige Drüsen handelt. Feste Zellgrenzen wurden nie beobachtet, dagegen aber helle Trennungslinien im Plasma. Der Querschnitt in Höhe der untersten Balkenlagen, also kurz nach Eintritt der Drüse ins Tegument, zeigt, daß die einzelnen Plasmastränge (Abb. 45, 46) keinen Röhrendurchschnitt haben, sondern gemeinsam eine feine zentrale

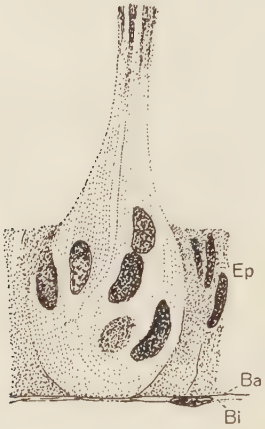

Abb. 45. *Sphaerotherium ancillare.* Drüsen. Stärker vergr.

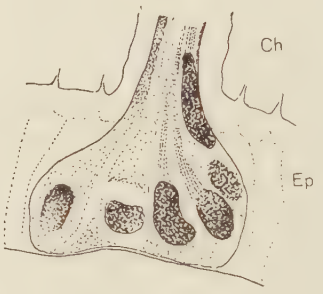

Abb. 46. *Sphaerotherium ancillare.* Drüsen. Stärker vergr.

Röhre umhüllen. Diese läßt sich bisweilen bis in die Drüsenzelle hinunter verfolgen, wo sie mit etwas erweiterter Mündung irgendwo im Plasma aufhört. Nach Binnenbläschen habe ich trotz vielfacher Färbemethoden und verschieden lichtbrechender Einbettungsmedien, wie Glyzerin, Canadabalsam, Wasser, vergeblich gesucht.

Der anscheinend beliebige Anfang des Drüsenausführganges im Plasma läßt wohl auf die Einzelligkeit des Drüsengebildes schließen; denn ein interzellulärer Anfang ist nicht gut denkbar, noch weniger, daß eine einzige von vielen gleichen Drüsenzellen den Ausführgang enthalten sollte. So liegt die Erwägung nahe, ob nicht nur eine Zelle mit mehreren Kernen die Drüse darstellt, während die anderen Begleitzellen sind, die die plasmatische Umhüllung des Ausführganges liefern bzw. dessen Matrixzellen sind. Die Kerne sind ihrer

Struktur nach nicht in Drüsen- oder Begleitzellenkerne zu ordnen. Es kommen solche mit deutlichem Lininnetz und vollständig homogen dunkelgefärbte nebeneinander vor. Häufig treten Kerne mit der Plasmahülle in das Tegument ein (Abb. 46); sie sind oft lang ausgezogen, tief dunkel gefärbt, ohne scharfe Kontur wie verbrauchte Kerne aus stark beanspruchten Zellen.

Wie Abb. 44 zeigt, verhalten sich beide Drüsenformen auch im unteren Teil des Teguments gleich. Erst dann tritt eine Veränderung auf, indem bei einem Teil die Plasmahülle, die übrigens bei beiden Drüsen Pigment enthält, oberhalb der Mitte aufhört. Der im Tegument vorgebildete Kanal verengt sich plötzlich und umschließt dicht den feinen Ausführgang. Die Mündung auf der Epicuticula entspricht Abb. 43 b. Bei dem anderen Teil der Drüsen umgibt sich der Ausführgang vor der Mündung mit einem komplizierten Apparat. Die Wände des Kanals im Tegument bleiben auf der ganzen Strecke gleich breit und tragen distal, unter der Epicuticula, eine dickwandige Kapsel aus Epicularsubstanz, wie die Unlöslichkeit in konzentrierter Salzsäure zeigt. In der Mitte der Kapsel ist eine Öffnung (Abb. 47), die von einem Kragen mit streifiger Struktur umgeben ist. Das feine Drüsenausführrohr tritt durch die Öffnung der Kapsel durch, bildet an der Durchtrittsstelle eine Einschnürung und endet ein wenig über der Epicuticula mit einem Zipfel oder Dörnchen. Die Plasmahülle begleitet den Ausführgang fast bis zur Kapsel (bisweilen scheint es genau bis zur Kapsel) und endet fingerförmig an einer ballonartig aufgetriebenen Membran, deren genauer Ursprung nicht feststeht (Abb. 47). Distal scheint sie am Kragen festzusitzen, proximal geht sie in die Plasmahülle über. Der Bulbus hat vielleicht den Zweck, bei Druck auf das Dörnchen diesem Spielraum zum Ausweichen zu geben. Der Ausführgang besteht aus einer stark lichtbrechenden Substanz. Im oberen Teil ist er etwas kutinisiert. Bei Präparaten, die mehrere Tage in Pepsin lagen, waren Epidermis, Plasmahülle und der größte Teil des Ausführganges verdaut; Dörnchen, Kapsel, Bulbus und ein kleines Stück des Ausführganges dagegen nicht angegriffen. Um aus dem Drüseninhalt vielleicht einen Schluß ziehen zu können, ob den beiden Drüsenformen

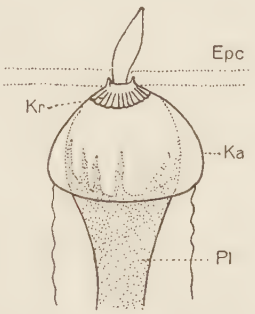

Abb. 47. *Sphaerotherium ancillare*. Drüsen. Oberer Teil. Gesamtansicht.

bei so verschiedenem Bau auch verschiedene Funktionen zukommen, wurden spezifische Drüsenfärbungen gemacht, jedoch mit vollkommen gleicher Reaktion beider Drüsen. Die Ergebnisse der Färbungen werden unten zusammen besprochen.

Glomeris conspersa weist auch Drüsen mit Dörnchen auf, die, soweit ihre Kleinheit es kontrollieren läßt, mit *Sphaerotherium* übereinstimmen bis auf die Form des Dörnchens, die einem Sinneshaar

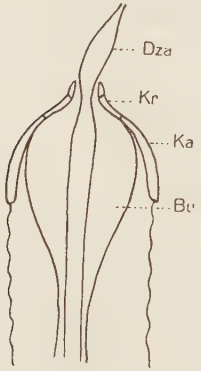

Abb. 48. *Sphaerotherium ancillare.* Drüsen. Querschnitt.

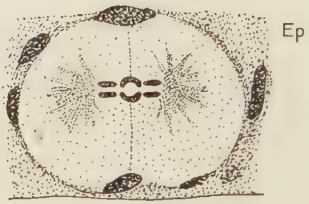

Abb. 49. *Spirob.* spec. Drüse. Schnitt senkrecht zum Ausführgang.

ähnlicher ist. Es ließ sich aber mit Sicherheit ein Sekretkanälchen feststellen.

Das Auftreten zweier verschiedener Ausmündungsarten ist übrigens häufig.

Cylindroiulus teutonicus hat neben einfachen Ausführgängen solche mit kugeliger Erweiterung. Die Drüsenzellen liegen im epithelialen Verbande. Eine Ausnahme machte ein Tier, das anscheinend eine Häutung noch nicht lange überstanden hatte. Hier traten die Drüsenzellen als pralle Kugeln aus der Epidermis heraus.

Spirob. spec. hat einfache Drüsenausführgänge von gleichem Durchmesser und solche mit kugeliger Erweiterung, die sich ähnlich wie die Drüsen von *Sphaerotherium* über der Mitte des Teguments plötzlich verschmälern. Die Drüse liegt innerhalb der Epidermis. In ihrer Mitte liegt ein regelmäßiges Gebilde, das aus drei Stäbchenpaaren besteht, wovon das mittlere halbkugelig gebogen ist. An den Enden der gestreckten Stäbchenpaare hat sich das Plasma sternförmig verdichtet (Abb. 49). Man könnte an Mitosen denken, wenn

nicht eine Trennungslinie in genau senkrechter Richtung zu der zu erwartenden Teilungsebene durch die Zelle ginge. Auch die allzu regelmäßige Anordnung, ferner der gleichmäßige Entwicklungszustand sämtlicher Zellen desselben sowie anderer Individuen macht die Annahme von Chromosomen oder Mitochondrien unwahrscheinlich. Dagegen waren in den Stäbchen gelegentlich spiegelbildliche Einschnürungen zu sehen, die an Chromomeren erinnerten. Abb. 49 scheint einen Flächenschnitt darzustellen, denn in diesem Zustand

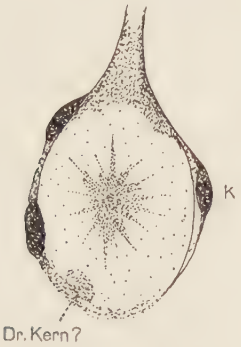

Abb. 50. *Spirob.* spec. Drüse. Parallel zum Ausführgang. Seitenansicht

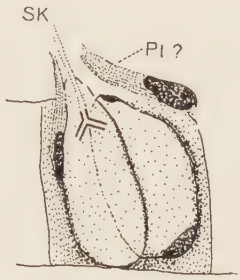

Abb. 51. *Talomorpha hilaris.* Drüsen.

ist nie ein Ausführgang zu sehen. Verschiedentlich kommen aber Drüsen von halber Breite vor, die nur das strahlig konzentrierte Plasma zeigen, dagegen den Ausführgang aufweisen. Es muß sich hierbei um die Seitenansicht der gleichen Drüse handeln. Der Ausführgang steht demnach senkrecht zu den gestreckten Stäbchenpaaren. Die Anwesenheit von Kernen ist nicht regelmäßig; bisweilen sind sie in jeder Drüsenhälfte als undeutliche Komplexe vorhanden; meist sind sie randständig und selten läßt sich genau entscheiden, ob sie zu Drüsen oder zu Begleitzellen gehören.

Aus Mangel an frischem Material läßt sich hier nicht mehr klären, dagegen scheint der Drüsenbau bei *Talomorpha hilaris* geeignet, diesen Gebilden eine andere Deutung zu geben. Auch hier treten äußerst gleichmäßige Abbildungen innerhalb der Zelle auf (Abb. 51), die in der Regel ein aus drei Stäbchenpaaren zusammengestelltes umgekehrtes Ypsilon darstellen. Bei einigen Zellen hat man den Eindruck, daß sich das obere Stäbchenpaar verlängert und ins Tegument eintritt. Demnach handelt es sich um einen Drüsenausführgang, der sich proximal aufteilt und jeden Seitenast in eine

Drüsenzelle schickt (Abb. 51, 52). Die aufgespaltenen Teile und die Stelle unmittelbar über dem Zusammenschluß scheinen verstärkt zu sein, jedenfalls um nicht zu kollabieren, während der Ausführgang nur schwach gefärbt und zart erscheint. Allerdings machen die Gänge, die überhaupt erst bei Benutzung von starken Systemen (Apochr. 19, Compens. Ok. 18) erkennbar werden, im Querschnitt nie den Eindruck einer Röhre, sie erscheinen wegen ihrer Feinheit wie Stäbchen.

Bei *Talomorpha* sind die Drüsenzellen weniger regelmäßig gebaut. Bisweilen beginnen die Ausführgänge in einer hellen, glasigen Zone der Drüse (Abb. 52), meist sind die gesamten Drüsenzellen homogen und stechen hell von den Epidermiszellen ab. Abb. 51 scheint für *Talomorpha* zu bestätigen, daß die umgebenden Matrixzellen des Sekretkanälchens aus indifferenten Epidermiszellen hervorgehen. Aus Flächenschnitten ließ sich bei keinem Objekt ein Bild vom Aufbau der gesamten Drüse gewinnen.

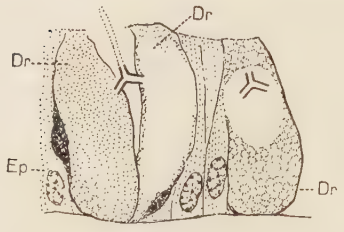

Abb. 52 *Talomorpha hilaris.* Drüsen.

Die zweiästige Aufspaltung des Sekretkanälchens läßt auf Zweizelligkeit der Drüsen schließen, sowie auch die Drüsen von *Spirob.* spec. mindestens zweizellig sein dürften.

Drüsenfärbungen.

Bei der Behandlung mit spezifischen Färbemitteln zeigten die mit Mucikarmin behandelten Drüsen keine Reaktion. Dagegen ergaben sich im Verhalten gegen Sudan III, Magentarot-Pikroindigokarmin, Nilblausulfat, Pepsin und konzentrierte Salzsäure wichtige Übereinstimmungen, die folgende Tabelle (S. 531) aufzeigen soll.

1. Die Epicuticula, die nach Eisenhämatoxylinfärbung ihre natürliche gelbliche Farbe beibehält, zeigt nach Sudan III eine leichte Veränderung ins Gelblichgrüne. Auf Nilblausulfat reagiert sie mit Violettfärbung. Demnach sind einfache Fette in der Epicuticula in freier oder gebundener Form vorhanden.

2. Die Kapsel der Drüse färbt sich, abgesehen von Eisenhämatoxylin, wie die Epicuticula, nur etwas schwächer.

3. Die Kerne der Epidermis- und Drüsenzellen weisen charakteristische „Fett"färbung auf, die bei Sudan III stärker ist als die

Sphaerotherium ancillare:

	Sudan III	Mag. Pikr. ohne Alk.	Mag. Pikr. nach Alk.	Nilblausulfat	Eisenhämatoxylin	Pepsin	37 % HCl
1. Epicuticula	hell grünlichgelb	leuchtend karmin	leuchtend karmin	violett	farblos	bleibt erhalten	bleibt erhalten
2. Kapsel	„	leicht karmin	leicht karmin	„	dunkel	„	„
3. Sekretkanälch.	„	„	„	„	farblos	teilweise erhalten	wird aufgelöst
4. Bulbusinhalt	orange	rosa	rosa	„	leicht gefärbt	bleibt erhalten	„
5. Plasmabel. d. Sk	„	„	„	„	dunkel	wird aufgelöst	„
6. Chitin P	farblos	fast farbl.	blau	farblos	fast farbl.	bleibt erhalten	„
6. Chitin Ba		zart blau					
7. Epiderm.-kerne	orange	leicht karmin	rosa	blau	dunkel	werden aufgelöst	?
8. Muskeln	„	„	leuchtend grün	„	dunkel gestreift	„	bleiben erhalten
9. Exocutic.	farblos	farblos	farblos	grünblau	dunkel	bleibt erhalten	wird aufgelöst

Sk Sekretkanal; P Plattenschicht; Ba Balkenschicht.

Färbung der Epicuticula, bei Nilblausulfat eine andere Tönung zeigt, woraus auf eine andere Fettart zu schließen ist (denn Nilblausulfat färbt „Fette" nicht schlechthin wie Sudan III, sondern unterschiedlich; die Fettsäuren und andere Fettgemische treten in Abstufungen von blau bis violett auf, während sich Neutralfette rosa färben).

4. Der Bulbusinhalt scheint die Übereinstimmung zu durchbrechen. Hier liegt nämlich fetthaltiges Sekret gespeichert, das mit dem Inhalt der Drüsenzellen gleich gefärbt sein müßte. Bei Nilblausulfatbehandlung tritt aber keine Blau- sondern Violettfärbung auf. Nach dem Obengesagten kann hier der blaue Ton des Sekrets mit dem rötlichen des Sekretkanals zusammen als violette Mischfarbe angesehen werden.

Solche Mischfärbung kommt sehr deutlich bei der Zwischenhaut von *Sphaerotherium* zustande (vgl. S. 501). Fuhrmann (1922) stellte fest, daß sich die „Grenzhaut" (Epic.) der Gelenkhäute stets anders färbt als die der Tergite. Die Behauptung scheint zunächst zu stimmen: nach Magentarot-Pikroindigokarmin erscheint die Epicuticula der Tergite stark karminrot, die der Zwischen- (und Gelenk-) haut violett. Hat man ein Stück beider Epicuticulae von den übrigen Schichten isoliert vor sich, zeigen beide den gleichen Farbton, die Epicuticula der Zwischenhaut nur etwas heller infolge ihrer viel geringeren Dicke. Unter der Epicuticula der Tergite liegt die fast farblose Plattenschicht — die Färbung der Epicuticula kann also für sich wirken —; das stärker blau gefärbte Chitin der Zwischenhaut scheint aber durch die äußerst feine Epicuticula durch, so daß die beiden Farben blau und rot als violett in Erscheinung treten.

Bei der Färbung mit Magentarot-Pikroindigokarmin, die die acidophile Substanz rot, die basophile blau bis grau wiedergibt, sieht man die fetthaltigen Gewebe rosa bis rot gefärbt. Fetthaltige und acidophile Substanz reagieren also gleich.

Man möchte demnach auf einen allen Geweben gemeinsamen Faktor schließen: Fett. Führt man jedoch die Magentarot-Pikroindigokarmin-Präparate, die in Glyzerin aufbewahrt werden, schnell durch die Alkoholstufen über Xylol in Canadabalsam, so macht sich keine erhebliche Veränderung bemerkbar. Außer der Muskulatur, die in grün umschlägt, und dem Chitin, das etwas satter blau wird, bleiben die Farben erhalten. Entweder muß man daraus entnehmen, daß doch nicht die Fette für die Gleichfärbung verantwortlich zu machen sind, oder bei der schnellen Überführung (wenige Sekunden in jeder Stufe) findet keine merkliche Lösung der Fette statt. Bei längerem Verbleiben in Alkohol, Xylol wird der Farbstoff gänzlich ausgezogen.

Gegen Farbstoffe verhalten sich Epicuticula und Kapsel gleich. Die Abweichung bei der Eisenhämatoxylinfärbung scheint darauf hinzuweisen, daß die Exocuticula bei der Bildung der Kapsel beteiligt ist. Es ist wohl nur eine scheinbare Färbung, d. h. die durchsichtige Kapsel erscheint durch die darunterliegende Exocuticula gefärbt. Bei der Behandlung mit konzentrierter HCl weist die Kapsel dieselbe Widerstandsfähigkeit auf wie die Epicuticula: ihre chemische Zusammengehörigkeit scheint damit gesichert.

Das in der Tabelle für *Sphaerotherium* zusammengestellte Verhalten gegen Farbstoffe (Das Verhalten gegen Pepsin wurde nur an *Sphaerotherium*, gegen HCl an *Sphaerotherium* und *Spirob.* spec. unter-

sucht), trifft auch für die Formen: *Cylindroiulus teutonicus*, *Schizophyllum sabulosum*, *Talomorpha hilaris*, *Polydesmus complanatus*, zu. Es waren nur quantitative Unterschiede festzustellen. So zeigte *Schizophyllum* nur geringe Fettmengen mit Sudan III, während *Sphaerotherium* außerordentlich viel Fettsubstanz aufzuweisen hatte. Nach Nilblausulfatfärbung trat bei *Cylindroiulus teutonicus* stärkere Farbstoffspeicherung als bei *Talomorpha* ein.

Allen untersuchten Formen kommen also einfache Fette als Reservestoffe zu, die nicht nur in den Drüsen, sondern auch in der Epidermis, Muskulatur und — wie ein Präparat zufällig zeigte — im Mitteldarmepithel gespeichert sind. Aus der quantitativ verschiedenen Verteilung, wie sie meine Untersuchung ergab, können keine Beziehungen zwischen Lebensweise und Reservestoffumsatz aufgestellt werden. Die Fettfärbungen wurden im Monat September vorgenommen, der für die einheimischen Iuliden (der Ebene, Mittelgebirge, unteren Gebiete der Alpenländer) ein Lebensoptimum darstellt. Die frischgefangenen *Cylindroiulus teutonicus* und *Schizophyllum* zeigten einen relativ geringen Fettgehalt, der außerdem zum größeren Teil in den Drüsenzellen und Ausführgängen lokalisiert war. Da die Monate Juli, August 1935 regenreich und kühl waren, ist nicht anzunehmen, daß die Reservestoffe verbraucht und noch nicht wieder ersetzt waren. Demgegenüber wird bei *Sphaerotherium* die Anreicherung aller Gewebe, sogar der Hohlräume im Chitin (zwischen den Balken, nicht zwischen den Fibrillen!) wohl eine Degenerationserscheinung sein, die vielleicht folgende Ursache hatte: Die südafrikanischen Tiere lebten hier schon 5 Monate in Gefangenschaft in einem feucht gehaltenen Terrarium und ernährten sich von modernden Holz. Ich weiß nicht, wie weit das ihren normalen Lebensbedingungen entsprach. Vielleicht war die Ernährung zu einseitig, daß wir es mit Hungererscheinungen zu tun haben. Eine weitere Möglichkeit wäre die Vorbereitung zur Häutung oder zum Sommer- bzw. Winterschlaf, der hier in der Gefangenschaft zwar nicht durch normale Faktoren wie Feuchtigkeits- und Temperaturerniedrigung hervorgerufen wurde, vielleicht aber in den Ernährungsverhältnissen seinen Grund hatte. Jedenfalls waren die Tiere träge und ihre Reaktionsfähigkeit auf Belichtung stark herabgesetzt. Die Anhäufung von Reservefetten könnten u. a. der Aufrechterhaltung des Wasserhaushalts dienen. Die mit Fett gefüllten Drüsenkanäle würden die Transpiration herabsetzen, außerdem könnte beim Aufspalten der Speicherfette das nötige Betriebswasser frei werden.

Funktion: Das einzige sichergestellte positive Ergebnis ist die Absonderung fetthaltiger Sekrete. Die daraus abzuleitende Funktion besteht in der Anpassung an die ökologischen Verhältnisse der Tiere.

Das Vorkommen fettabscheidender Drüsen ist sehr verbreitet und erfüllt in den verschiedenen Lebensräumen verschiedene Aufgaben. Für Odonaten wurden die fetthaltigen Hautdrüsen von K. Schulze 1933 mit der Flugfähigkeit in Zusammenhang gebracht. Bei den besseren Fliegern wird das Chitin stärker beansprucht. So zeigt z. B. eine *Libellula*-Imago eine gleichmäßige Drüsenverteilung von 15000 Stück je Quadratmillimeter gegen eine schlechter fliegende Form (*Calopteryx*), wo sich die Drüsenverteilung auf die Intersegmentalgegend beschränkt.

Im feuchten Erdreich, das den Lebensbezirk für den größten Teil der Diplopoden darstellt, schützt die mit Fett überzogene und durchsetzte Epicuticula vor Benetzung und verhindert das Eindringen von Wasser mit den etwa darin gelösten Humussäuren, wenigstens an den drüsenfreien Stellen der Oberfläche.

An den Drüsenmündungen wäre dem histologischen Bau nach der Eingang ins Innere offen. Da aber die Sekretkanäle ganz mit fetthaltigem Sekret angefüllt sind, bzw. an ihrer Ausmündung ein Fettpfropf sitzt, wird auch hier das Eindringen von Wasser verhindert.

Die Gelenk- und Zwischenhäute sind drüsenfrei. Die Zwischenhäute kommen nicht mit der Außenwelt in Berührung; da sie außerdem keiner mechanischen Beanspruchung ausgesetzt sind, bedürfen sie keines reibungsvermindernden Sekretes. Die Gelenkhaut kann, wie es am Fühler von *Sphaerotherium* beobachtet wurde, vollständig nach außen treten (Abb. 17). Ihr selbst fehlen die Hautdrüsen, aber an der Außenfläche kommt sie mit dem drüsenhaltigen Fühlerchitin in Berührung. Als Parallele im umgekehrten Sinne fand K. Schulze bei *Zygoptera*-Larven, die durch Schlängeln des Hinterleibs schwimmen, gerade die Intersegmentalhäute dicht mit Drüsen besetzt (vgl. S. 503/4).

Die von Silvestri 1903 aufgestellte Beziehung zwischen dem zahlenmäßigen Auftreten von Hautdrüsen und der Lebensweise scheint doch nicht allgemein zuzutreffen. Den unterirdisch bzw. in Baummulm lebenden Myriapoden sollen, da sie dem Austrocknen weniger ausgesetzt sind, Hautdrüsen fehlen. *Sphaerotherium ancillare*, das immerhin eine versteckte Lebensweise im feuchten Medium führt,

fiel mir unter den hier untersuchten Formen als drüsenreich auf. Auszählungen ergaben am Kopf in der Umgebung der Ocelle etwa 1100 Drüsen pro Quadratmillimeter, an den Tergiten 116 Drüsen pro Quadratmillimeter. Mit Insekten verglichen ist die Zahl verschwindend klein — nach K. Schulze für Odonaten 13000—15000, für Coleopteren 3000—4000 —, im Verhältnis zu anderen Diplopoden jedoch ziemlich hoch.

Tachypodoiulus albipes, ein relativ schnell bewegliches Tier im Vergleich zu *Sphaerotherium ancillare*, das ich meist oberirdisch unter Steinen fand, müßte nach Silvestri reichlich mit Drüsen versorgt sein. Es wies aber auffallend wenig auf: in der Umgebung der Augen 448 pro Quadratmillimeter, an den Tergiten sogar nur ca. 50 Drüsen je Quadratmillimeter.

Eine weitere Funktion, die die Hautdrüsen (Bronn, p. 1011) zur Zeit der Häutung vorübergehend übernehmen sollten, ist auch sehr zweifelhaft. Hierzu sei auf die ausführlichen Schilderungen Verhoeffs im Bronn, Diplopoda II, p. 1350—1365 „Der Darmkanal unter dem Einfluß der Häutungen" verwiesen. Hier hat Verhoeff unter anderm die wichtige Feststellung gemacht, daß der Mitteldarm während der Häutungsperiode durch Zusammenschnürung und Gerinnselbildung vollständig abgeschlossen wird, so daß die Malpighischen Gefäße während dieser Zeit ihren Inhalt in den Mitteldarm ergießen müssen: p. 1364 „Verhoeff hat früher darauf hingewiesen, daß im Körper derjenigen Diplopoden, welche der Häutungsstarre verfallen, eine Flüssigkeit gebildet werden muß, welche befähigt ist, Chitin und Kalk derartig zu trennen, daß sich die Häutung abspielen kann und daß diese Flüssigkeit eine von der Hypodermis ausgeschiedene Harn- oder verwandte Säure sein muß. Sehen wir nun, daß einerseits in der Ökonomie des Diplopodenkörpers eine harnsäureführende und noch andere unbekannte Stoffe enthaltende Flüssigkeit aufgestaut wird, andererseits aber und zwar gleichzeitig eine solche oder andere verwandte Säure biologisch benötigt wird, dann ist ein Zusammenhang beider Erscheinungen unabweislich".

An anderer Stelle (Bronn, Dipl. I, p. 1011) heißt es:

„Die lösende Häutungsflüssigkeit kann nur von Drüsen geliefert werden und mit Rücksicht auf den besprochenen Aufbau des Hautskeletts und die Notwendigkeit fast überall an der Körperoberfläche den Kalkzustand zu verändern, können nur solche Drüsen in Betracht kommen, welche in der Hypodermis zahlreich zerstreut liegen,

also die die Porenkanäle durchsetzenden einzelligen oder seltener mehrzelligen Hautdrüsen."

Weitere Literatur habe ich zu dem Thema nicht gefunden, so daß mir nicht klar ist, ob die Drüsen eine besondere Flüssigkeit selbständig bilden oder die vom Darm produzierten Stoffe verarbeiten und ins Tegument bringen sollen. Da der feinere Bau der Hautdrüsen bis jetzt noch nicht untersucht war und man den eigentlichen Sekretkanal noch nicht kannte [1]), war die Vorstellung möglich, daß die Drüsen ihren Inhalt mitten in das Tegument schicken könnten. Der Bauplan erweist sich aber als ideale Einrichtung, den Inhalt nur nach außen zu befördern.

Wie schon auf S. 531 (Tab.) erwähnt, bleibt der obere Teil des Drüsenganges von *Sphaerotherium* in Pepsin erhalten. Hier und da fanden sich in den Präparaten Reste der Sekretkanälchen auch an anderen Stellen. Bei den Versuchen mit konzentrierter Salzsäure, die an Schnitten von 10 μ Stärke unter dem Mikroskop beobachtet wurden, zeigten sich die Sekretkanälchen etwas länger widerstandsfähig als das Chitin. Für den Transport der auflösenden Häutungsflüssigkeit kommen die Hautdrüsen somit nicht in Frage. Da die Exuvie intakte Sekretkanäle zeigt, findet eine gleichzeitige Auflösung auch nicht statt. Ferner zeigen die ungleichmäßige Verteilung an Kopf und Tergit, die geringe Anzahl bei manchen Formen und schließlich das Fehlen an den Gelenk- und Zwischenhäuten, Linsen und anderen Stellen, wie ungeeignet sie für diesen Zweck sind. Wenn aber der flüssige Inhalt des abgeschlossenen Mitteldarms der Auflösung des Teguments dienen sollte, so gelangt er durch die Epidermiszellen am gleichmäßigsten zum Ziel. Da die horizontalen Chitinlagen nicht miteinander verklebt, sondern isoliert sind, kann die Diffusion leicht stattfinden, wobei durch die Vertikalfasern (oder auch an ihnen vorbei) reichlich gleichmäßig verteilte, vorgeschriebene Wege vorhanden sind, die die Diffusion mindestens beschleunigen. Bei den drüsen- und vertikalfaserlosen Zwischen- und Gelenkhäuten muß die Flüssigkeit osmotisch vordringen. Daß die Diffusion langsam fortschreitet, zeigt die lange Vorbereitung zur Häutung. Das wird aus den Versuchen Eidmanns (1922) verständlich, die gezeigt haben, daß Stoffe durch das nur 5—8 μ starke

1) Fuhrmann hat in seiner Arbeit über „Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden" 1915 eine Drüse von *Polydesmus complanatus* beschrieben und abgebildet, die auch einen vom Plasma umhüllten Sekretkanal aufweist, was im Rahmen der Arbeit wohl nicht besonders beachtet wurde.

Chitin des Kropfes von *Periplaneta orientalis* erst nach 24 Std. durchtraten, und die Zwischenhäute von *Sphaerotherium ancillare* sind sogar 17—20 μ dick!

Die Unsicherheit, ob der Gasaustausch durch die Hautdrüsen oder die Vertikalfasern seinen Weg durchs Tegument nimmt, konnte durch die histologische Untersuchung nicht beseitigt werden. Einrichtungen, die eine „Hautatmung" offensichtlich begünstigen, wurden nicht gefunden. Da die Untersuchungen von Koidsumi gezeigt haben, daß die Wasserabgabe durch die Haut (und damit wahrscheinlich Abgabe von CO_2?) eine untergeordnete Rolle spielen und H. Eidmann, 1922, die geringe Durchlässigkeit „dickerer Chitinmembranen" (vgl. S. 536) nachgewiesen hat, läßt sich die „Hautatmung" vielleicht nur als „unbeabsichtigte" Nebenerscheinung auffassen.

Zusammenfassung.

Das Tegument der Diplopoden setzt sich aus drei Schichten zusammen: der nichtchitinigen Epicuticula, der sehr feinen Exocuticula und der den größten Teil der Körperdecke ausmachenden Endocuticula. Diese bildet zwei Hauptstrukturen: die meist in Platten- und Balkenschicht unterteilte Tergitstruktur und die einheitliche Gelenkhautstruktur; die Tergitstruktur in ihrem durch Vertikalfasern bzw. Zwischensubstanz und Balkenwechsel gerüstartigen Bau mit Skelettfunktion, die Gelenkhautstruktur als biegsamer Lamellenverband mit der Aufgabe, Bewegungen zu ermöglichen.

Die polarisationsoptische Analyse des Chitinfeinbaus der Balkenschicht zeigt eine Anordnung der stäbchenförmigen Teilchen parallel zur Länge der Balken, d. h. „Fadenstruktur"; im Gelenkhautchitin liegen die Teilchen mit ihrer Länge parallel der Fläche, doch in ihr regellos, sogenannte „Filmstruktur"; wodurch schon im Feinbau, wie es die allseitige Beweglichkeit einer Gelenkhaut verlangt, keine bevorzugte Richtung mechanischer Beanspruchung festgelegt ist.

Aus der notwendigen Elastizität der Gelenkhaut wird auf die gleiche Eigenschaft an anderer Stelle im Chitin geschlossen, wenn dort „Gelenkhautstruktur" auftritt. So wird eine eingesprengte Gelenkhautstruktur im Tergithinterrand als Polster gedeutet, welches den elastischen Andruck eines Gleitmechanismus gewährleistet; bei *Sphaerotherium ancillare* kommt noch eine Rippen-Rinnen-Einrichtung dazu, die das Ausschachteln der Tergite bei dem Zusammenkugeln

mechanisch anhält. Diese Arretierung beweist zugleich, daß die Zwischenhaut nicht auf Zug hin beansprucht wird.

Zwischen- und Gelenkhäute tragen auf der Außenfläche Epicuticularfortsätze zur Verminderung der Adhäsion. Die Endocuticula der Zwischenhaut enthält kegelförmige Kalkeinlagerungen, die der Ausbildung der Exocuticula in der Zwischenhaut mancher Insekten analog sind.

Im Vorkommen von wechselnden horizontalen Balkenlagen und vertikalen Strukturelementen zeigen die Diplopoden Ähnlichkeiten mit Krebsen und Insekten. Die Natur der Vertikalelemente, der Vertikalfasern bzw. Zwischensubstanz, konnte für Diplopoden aufgezeigt werden: es sind nichtchitinisierte Zellfortsätze, in dauerndem Zusammenhang mit ihrer Bildungszelle, deren Plasma ohne Wabenstruktur und stärker lichtbrechend ist als das der Zelle und wohl eine Gelbildung, ähnlich dem Achsenfaden der Axopodien darstellt. Sie dienen der Versteifung und stellen eine Verbindung her zwischen Körper und totem Tegument.

Die fadenförmigen Vertikalfasern schließen sich proximal zu größeren Zwischensubstanzsäulchen zusammen.

Für den Balkenverlauf werden zwei Typen aufgestellt: *Sphaerotherium ancillare* und *Spirob.* spec., und für beide wird eine Abhängigkeit von den Zellwandrichtungen gefunden.

In der Linse unterbleibt die Bildung der Vertikalfasern; durch den Wegfall dieser nichtchitinigen Elemente wird sie homogener, optisch brauchbarer. Die Balken einer Lage vereinigen sich zu einer fibrillären Platte; der Richtungswechsel von Schicht zu Schicht bleibt jedoch bestehen. Die Versteifung durch Kalkinkrustierung bietet einen gewissen Ersatz für den Fortfall der Vertikalfasern und kann sogar, wenn es die Häutung erfordert, rückgängig gemacht werden.

Die Hüllzellen des Linsenkegels sind lediglich dessen Bildungszellen. Sie rücken zur Zeit der Häutung von der Linse des alten Teguments ab und ordnen sich dem Niveau der Epidermis ein; bei der Bildung der neuen Linse strecken sie sich proportional deren Wachstum wieder in die Höhe, wobei sich die äußeren Zellen von der Basalmembran ablösen.

Sie liegen nur dem Mantel des Kegelstumpfes an, nicht dessen proximaler Fläche; dem Linsenboden fehlt also die Matrix, deren Stelle von dem Sehzellenkomplex eingenommen wird. Die dennoch regelmäßige Schichtung wird nur durch die Annahme verständlich,

daß das Chitin in zähflüssigem Zustand abgeschieden nach der Linsenmitte zusammenfließt.

Diesem Vorgang zufolge wird die Chitinbildung als „Sekretion" aufgefaßt; außerdem zeigen die Epidermiszellen des gesamten Teguments während der Chitinbildungsperiode ein ähnliches Bild wie sezernierende Drüsenzellen vieler Insekten; die Epidermis stellt also ein einziges Drüsenepithel dar.

Der nervöse Teil des Ocells ist vom dioptrischen Apparat durch eine feine Kapsel isoliert und an dem Häutungsvorgang nicht direkt beteiligt.

Die Stiftchensäume scheinen bei *Spirob.* spec. nicht frei über den Zellrand hinauszuragen, sondern in eine hyaline Masse eingebettet zu sein. Innerhalb der Sehzelle laufen die Neurofibrillen in der Zellachse zusammen.

Die Augen der Iuliformia sind morphologisch höher entwickelt als die der Oniscomorpha. Innerhalb der Iuliformia finden sich Augenvariationen, die morphologisch teils als Rückschritt, teils als Fortschritt zu werten sind, für die erforderliche Leistung aber nicht wesentlich sind.

Die Hautdrüsen weisen einen besonderen Sekretkanal mit Plasmabelag auf. Dieser beginnt bei *Spirob.* spec., *Talomorpha hilaris* (vielleicht auch bei *Sphaerotherium*) mit einer Verzweigung, wobei je ein Ast in eine Drüsenzelle geht.

In Einzelheiten weichen die Hautdrüsen stärker voneinander ab; bei den Oniscomorphen z. B. gibt es neben einfachen solche mit haar- bzw. zapfenartiger Mündung, welche über die Epicuticula hinausragt. Auf Farbstoffe reagiert der Inhalt dieser verschiedenen Drüsenformen gleich; charakteristisch ist das Vorkommen fetthaltigen Sekretes.

Die Häutungsflüssigkeit ins Tegument zu leiten, sind die Hautdrüsen ihrem Bau nach nicht geeignet; außerdem kommen sie bei den verschiedenen Diplopodenformen in sehr ungleicher Anzahl vor und in Gelenk- und Zwischenhäuten, Linsen und anderen Stellen werden sie überhaupt vermißt.

Die Frage, ob Vertikalfasern oder Hautdrüsen die Hautatmung vermitteln, läßt sich nicht zugunsten eines der Elemente klären. Im übrigen spielt die Hautatmung als solche schon eine zu untergeordnete Rolle, um noch jene Frage allzu wichtig zu nehmen.

Literaturverzeichnis.

Bourne, Gilbert, The anatomy of Sphaerotherium. J. Linnean Soc. Zool. **19**, 161 bis 173 (1885).

Eidmann, H., Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmotischen Vorgängen. Biol. Zbl. **42**, 429 (1922).

Fuhrmann, Heinrich, Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. 1915. Z. Zool. **119** (1922).

Graber, V., Über das unicorneale Tracheaten- und speziell das Arachniden- und Myriapodenauge. Arch. mikrosk. Anat. **17** (1879).

Grenacher, H., Über die Augen einiger Myriapoden. Ibid. **18** (1880).

Hardenberg, I. D. Fr., Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen. Zool. Jb., Anat. **50**, 497—570 (1929).

Hass, Willy, Über die Struktur des Chitins bei Arthropoden. Arch. f. Physiol. (1916).

Hennings, C., Eine Bemerkung zur Entpigmentierung von Arthropodenaugen. Z. Mikrosk. **17**, 326/7 (1900).

Hesse, Richard, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Z. Zool. **70**, 347 (1901).

Koch, Konrad, Der Nachweis des Chitins in tierischen Skelettsubstanzen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **25**, 730—756 (1932).

Koidsumi, Kiyoaki, Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten. Mitt. 1—7. Mem. Fac Sci. Taihoku Imp. Univ. **12**, 1—179 (1934).

Kosswig, Curt, Die Evolution von „Anpassungs"-Merkmalen bei Höhlentieren in genetischer Betrachtung. Zool. Anz. **112**, 148—155 (1935).

Kosswig, Curt und Leonore, Augenrück- und Mißbildung bei Asellus aquaticus cavernicolus. Verh. dtsch. zool. Ges. **38**, 274—281 (1936).

Kosswig, Curt, Über die Variabilität bei Höhlentieren. (Unters. an Hypogastrura armata.) Sonderdruck aus d. Mitt. Höhlen- u. Karstforschg., 83—87 (1937).

Kühnelt, Wilh., Über den Bau des Insektenskelettes. Zool. Jb., Anat. **50** (1928).

—, Studien über den mikrochemischen Nachweis des Chitins. Biol. Zbl. 374 (1928).

Müller, Hans L. H., Die Lichtreaktionen von Iulus fallax und Polydesmus complanatus. Zool. Jb., Physiol. **40**, 399—487 (1923 24).

Silvestri, F., Classis Diplopoda, Vol. I. Anatome. Portici Supplem. zu: Acari, Myriap. et Scorp. in Italia reperta (1903).

Schmidt, W. I., Doppelbrechung und Feinbau der Eischale von Ascaris megalocephala. Z. Zellforschg **25**, 2 (1936).

Schubart, O., Diplopoda, in: Tierwelt Deutschlands, Tausendf. I. Jena (1934).

Schulze, P., Chitin und andere Cuticularstrukturen bei Insekten. Dtsch. Zool. Ges., 23. Jahresvers. Bremen (1913).

—, Chitin. Sonderdruck aus: Enzyklopädie mikrosk. Technik (hrsg. v. Dr. Krause-Berlin). (1926.)

Schulze, K., Die Hautdrüsen der Odonaten. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. 17./10. 1933.

Verhoeff, K. W., Diplopoda I. II in: Bronn, Klass. u. Ordn. Tierreichs **5**, Abt. III (1928).

Erklärung der Abkürzungen.

B Basalmembran
Ba Balkenschicht
Bi Bindegewebe
BK Basalkorn
Bu Bulbus
Ch Chitin
D Dorn
Dr Drüse
DrK Drüsenkanal
Dza Drüsenzapfen
D.Zo dunkle Zone
End Endocuticula
Ep Epidermis
Epc Epicuticula
Ex Exocuticula
G Gelenkhaut
H.Zo helle Zone
K Kern
Ka Kapsel
Kb Kalkbecher
Kg Kegel
Kr Kragen
L Linse
L.Z lentigene Zelle
Mu Muskelansatz
n.Ch neues Chitin
Nf Neurofibrille
P Plattenschicht
Pl Plasmabelag
Po Polster
Rn Rinne
Rp Rippe
s.Ch senkrechte Chitinfasern
Sch Schaltzone
Si Sinneshaar
Sk Sekretkanal
Sn Sehnerv
Sti Stiftchensaum
Sz Sehzelle
Tgh Tergithinterrand
Tgv Tergitvorderrand
V Vertikalfasern
Va Vakuole
v.O vorderer Ocell
Vt Vertiefung
Z Zäpfchen
Zw Zwischensubstanz
Zwh Zwischenhaut

Lippert & Co., G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany.

Bildungsgang.

Ich, Elisabeth Langner, Tochter des Amtsrats im Reichsfinanzministerium Reinhold Langner und seiner Ehefrau Maria geb. Feldmann, bin am 14. November 1906 zu Kassel geboren. Von Ostern 1913 bis Oktober 1918 besuchte ich dort das Städtische Lyzeum, dann die Königin-Luise-Schule (städt. Lyz.) in Charlottenburg, die ich Ostern 1923 mit Obersekundareife verließ. Ostern 1930 holte ich die Reifeprüfung an der Westendschule (Oberrealschulrichtung) nach und studierte acht Semester an der Universität Berlin. Meine Lehrer in Zoologie waren Herr Prof. Dr. R. Hesse, unter dessen Leitung meine Doktorarbeit entstand, und die Professoren Zimmer, Marcus, Herter und Deegener; Botanik hörte ich bei den Professoren Kniep, Diels, Kolkwitz, Graebner, Pilger, Czaja und Brieger. Von 1930—1933 arbeitete ich außerdem an den Vereinigten Staatsschulen für freie und angewandte Kunst bei den Professoren Carl Mickelait und Peter Fischer.